

DRAKONTOS

Orígenes

El universo, la vida, los humanos

DX

Carlos Briones
Alberto Fernández Soto
José María Bermúdez de Castro

CRÍTICA

[Portada](#)

[Dedicatoria](#)

[Agradecimientos](#)

[Prólogo](#)

[Introducción](#)

[El Universo](#)

- [1. Prólogo](#)
- [2. Bases del modelo](#)
- [3. La física del enfriamiento](#)
- [4. Pruebas observacionales](#)
- [5. Nuevos componentes](#)
- [6. Cosmología de precisión](#)
- [7. El futuro de nuestro pasado](#)
- [8. Y al final del origen...](#)

[La vida](#)

- [1. Introducción](#)
- [2. Aproximaciones al origen de la vida](#)
- [3. La química prebiótica](#)
- [4. El modelo del Mundo RNA](#)
- [5. Virus y viroides](#)
- [6. Compartimento, metabolismo y replicación](#)
- [7. De las primeras células a LUCA](#)
- [8. La evolución de la vida](#)
- [9. Bacterias y arqueas](#)
- [10. Origen y evolución de los eucariotas](#)

[Los humanos](#)

- [1. Preludio](#)
- [2. Andante](#)
- [3. Allegro ma non troppo](#)
- [4. Allegro agitato](#)
- [5. Vivace](#)
- [6. Allegro molto](#)
- [7. Presto](#)
- [8. Prestissimo](#)

[Epílogo](#)

[Bibliografía](#)

[Notas](#)

[Créditos](#)

Te damos las gracias por adquirir este EBOOK

Visita Planetadelibros.com y descubre una nueva forma de disfrutar de la lectura

¡Regístrate y accede a contenidos exclusivos!

Próximos lanzamientos
Clubs de lectura con autores
Concursos y promociones
Áreas temáticas
Presentaciones de libros
Noticias destacadas

PlanetadeLibros.com

Comparte tu opinión en la ficha del libro
y en nuestras redes sociales:



Explora Descubre Comparte

*A nuestras familias
y a nuestros amigos,
origen de todo.*

Agradecimientos

Todo libro es fruto de un esfuerzo colectivo en el que participan más personas que aquellas que lo firman. Los autores de esta obra queremos expresar nuestra gratitud, en primer lugar, a Ricard Solé, por su disposición y generosidad al escribir un prólogo para el libro: sus ideas y reflexiones son las mejores que el lector encontrará a lo largo de toda esta obra. También agradecemos profundamente a Eduardo Saiz, cuyas bellas y cuidadas ilustraciones son el complemento ideal de nuestros textos, y a Susana Sarmiento, por las figuras adicionales que con tanta profesionalidad ha preparado para la tercera sección del libro. Además, queremos recordar a muchos compañeros de profesión con los que a lo largo del tiempo —y del espacio— hemos hablado, debatido y dudado sobre distintos temas de los tratados en esta obra. También estamos en deuda con nuestros maestros, de los que tanto hemos aprendido en sus clases, escuchando sus conferencias o leyendo sus artículos y libros. Y, para finalizar, mostramos nuestra mayor gratitud a varios colegas y amigos que hicieron un hueco en sus múltiples ocupaciones para realizar una atenta lectura o debatir el contenido de algunas secciones de esta obra: Juan Antonio Aguilera, Javier Álvaro, Susanna Manrubia, María Martín, Amelia Ortiz y Montse Villar. Gracias a sus correcciones y comentarios, el libro sin duda ha mejorado. Por todo ello, parte del mérito de esta obra —si lo tiene— no nos pertenece. Los errores —que sin duda tendrá— son únicamente nuestros.

Prólogo

Ricard Solé

A lo largo de la historia de la humanidad, nuestros antecesores han ido creando mitos e historias de naturaleza mágica acerca de nuestro origen. Procedemos de un Mundo Perdido que ha dejado una marca indeleble en nuestra genética y nuestra cultura. Somos una especie singular, que ha sobrevivido a los retos de una biosfera cambiante gracias a una combinación (no sabemos si afortunada o inevitable) de lenguaje, cooperación y curiosidad. Estas características especiales no dejan fósiles pero su impacto reverbera a través de los restos que han quedado atrás y que nos hablan, gracias al método científico, de humanos que compartieron formas de protegerse de las inclemencias del ambiente, de crear herramientas, de imaginar más allá del mundo real, y que sufrían por la muerte de sus seres queridos. En aquel mundo siempre extraño y a menudo terrorífico, el abismo entre lo que los humanos podían observar y lo que podían comprender era enorme. La ignorancia, como no podía ser de otra forma, era compensada por «explicaciones» sobrenaturales. A medida que vamos ganando terreno a lo desconocido nos hemos enfrentado a una naturaleza y un Cosmos siempre sorprendentes. Nos hemos ido desprendiendo de las visiones esotéricas, religiosas o simplemente erróneas para descubrir que lo real supera con creces la narración basada en mitos. Hemos reemplazado el mundo mágico por lo que el biólogo Richard Dawkins ha llamado, con mucho acierto, la «magia de la realidad».

Hace apenas 100 años los astrónomos aún discutían sobre la naturaleza de ciertos objetos que podemos ver en el cielo nocturno y cuyo aspecto nebuloso hizo que durante mucho tiempo se pensara que eran nubes de gas. La nebulosa de Andrómeda, en particular, puede verse con unos prismáticos en una noche clara. Es un objeto difuso, elipsoidal, difícil de clasificar. En 1920 algunos científicos creían que el Universo se limitaba a la Vía Láctea, dentro de la que se encontrarían algunos objetos distintos a estrellas, como las nebulosas. Otros tenían buenos argumentos para sugerir que Andrómeda era en realidad otra galaxia. De ser cierto, existirían otros «universos isla» a enormes distancias de nuestra propia Galaxia, compuestos a su vez por miles de millones de estrellas. Al cabo de poco tiempo, las observaciones de Edwin Hubble demostraron fuera de toda duda que nuestro Universo es inimaginablemente inmenso, y que la Galaxia que habitamos es tan sólo una entre miles de millones. Estas galaxias, además, resultaron alejarse a gran velocidad unas de otras, lo que llevó a concluir algo aún más sorprendente: en algún momento, toda la masa y la energía del Universo se encontraban situadas en un espacio increíblemente pequeño, del que surgió el Cosmos a partir de una gran explosión (el famoso «Big Bang»). Llevamos aquí miles de años, pero tan sólo hace un siglo que hemos comprendido la verdadera naturaleza del Universo que habitamos. En cierto sentido, también nuestra conciencia del propio Cosmos ha experimentado una gran explosión y, desde entonces, el avance científico ha vivido (como el Universo) una aceleración constante.

El nacimiento intelectual del Universo, del que formamos parte como habitantes de un rincón remoto de una galaxia, vino acompañado por la formulación de dos teorías revolucionarias: la relatividad de Einstein y la mecánica cuántica. Ambas comparten una elegancia y capacidad explicativas extraordinarias. Ambas también nos dan una doble lección muy interesante. Por un lado, cien años después de la formulación de estas teorías que explican la naturaleza del espaciotiempo, en formas que Newton nunca soñó, o de partículas que se comportan como ondas, debemos admitir que nuestra intuición sobre el mundo está limitada por nuestros sentidos. Sólo el método científico nos permite descubrir la verdadera naturaleza de la realidad. En ocasiones, como nos cuenta en la primera parte de este libro el cosmólogo Alberto Fernández Soto, algo que parecía imposible, como saber de qué están hechas las estrellas o incluso averiguar lo que ocurre en su interior, resultó ser perfectamente factible. Por otra parte, estas teorías nos demuestran que podemos acercarnos sin miedo a las grandes cuestiones. No debería sorprendernos que sea la ciencia la que ahora se plantea dar respuestas a problemas como el origen del Universo, de la vida

o de la mente. Tres grandes interrogantes que son recogidos por esta ambiciosa obra, que nos da una perspectiva rica, apasionada y rigurosa de lo lejos que hemos llegado hasta hoy, y que nos traen de la mano tres científicos reconocidos en sus campos y que además han sido capaces de combinar ideas clave con datos y ejemplos bien establecidos.

Junto al desarrollo de la cosmología, que fue en su momento un campo esotérico de la física para convertirse más tarde en una de sus áreas más importantes, la biología y el estudio de la evolución humana experimentaron también transiciones intelectuales de gran calado. El nacimiento de la biología molecular permitió aproximarse por primera vez a la verdadera naturaleza química de lo vivo. La constatación de que la materia viva no posee un estatus distinto al de la química de lo inerte, junto con el desarrollo de la teoría darwiniana de la evolución, prepararon el terreno para nuevas revoluciones: por primera vez, era posible considerar el problema del origen de la vida dentro del marco del método científico. El descubrimiento del papel clave que desempeña la información dentro de nuestras células y su conexión (a través de la doble hélice del DNA) con la herencia también ha permitido que nos adentremos, como en una máquina del tiempo, en el pasado de la vida sobre nuestro planeta.

De nuevo, aunque aparentemente no queda ni rastro de las moléculas que precedieron a la lógica molecular actual, y pese a los miles de millones de años pasados desde su aparición, el estudio de la genética de los sistemas actuales nos da pistas sobre los posibles inicios de esta extraña fase de la materia, a medio camino entre el orden y el desorden, y que puede copiarse a sí misma. El bioquímico Carlos Briones despliega en la segunda parte del libro el relato apasionante del desarrollo de la vida desde sus orígenes a las grandes innovaciones que han marcado la evolución de los seres vivos. Este recorrido enlaza con la creatividad del Universo en el terreno de la generación de moléculas complejas y de cómo éstas, en un entorno como el que ofrece nuestro planeta, pudieron cruzar el umbral que separa la química inerte de la química de la vida. Desde este punto, que aún debe ser comprendido en su totalidad (cuando alguien consiga sintetizar una célula viva en el laboratorio), Briones nos habla de la emergencia de sistemas protocelulares, de células complejas y de sistemas multicelulares. Cada una de estas «grandes transiciones» implicó un aumento de la complejidad que en cierto momento, hace unos 550 millones de años, dio paso a un «big bang» biológico en el que se originaron la gran mayoría de los planes de diseño básicos de los animales. Con esta explosión de diversidad morfológica se inicia un largo camino que, mucho después, nos trae a nuestros antecesores y a unas nuevas innovaciones que marcan el comienzo de una especie única y —tal vez— el final de la biosfera diversa y basada en procesos ecológicos. La nueva especie se convertirá en una verdadera fuerza geológica.

La tercera parte del libro, escrita por el paleoantropólogo José María Bermúdez de Castro, nos aporta otra pieza apasionante del relato de la evolución de la vida. Esta vez se trata de nosotros: esta especie que prosperó en África y que gracias a innovaciones anatómicas y fisiológicas, y especialmente a la aparición del pensamiento simbólico, permitió la creación y propagación de un nuevo tipo de información no genética. Con la capacidad de representar el mundo mucho más allá de lo que ningún otro primate había logrado jamás, nuestra especie inició la conquista del planeta. Bermúdez de Castro nos muestra cómo hemos podido reconstruir, paso a paso, el relato de nuestros orígenes a partir de una síntesis de áreas de conocimiento que ha unido paleontología, genética, dinámica de poblaciones, bioinformática, neurociencias y antropología. Del estudio de los restos fósiles de homínidos, así como de sus herramientas, los rescoldos de los fuegos que encendieron hace cientos de miles de años o de las imágenes que dejaron en sus cuevas, surge una imagen, aún indefinida pero cada vez mejor, de cómo fuimos y por qué logramos triunfar sobre las demás especies.

Tal relato se compone de un mosaico de aportaciones extraordinarias que nos permiten hoy hablar de las posibles capacidades cognitivas del *Homo habilis*, del arte de los neandertales o de hasta qué punto la visión tantas veces deformada de la supervivencia del más fuerte debe ser revisada en favor de la cooperación. A estos avances se añaden técnicas de análisis que han permitido que algunas ideas que consideraríamos de ciencia ficción se hayan hecho realidad. Si alguien hubiera dicho, a finales del siglo pasado, que se podría secuenciar el genoma de un neandertal ¿quién le habría tomado en serio? Probablemente, nadie. Resulta sorprendente hasta qué punto hemos podido avanzar hacia nuestro pasado creando una conexión, hace poco impensable, con nuestros mismos orígenes. Somos una especie sofisticada, sin duda, que aún miramos con asombro al cielo estrellado de una noche de verano. Pero somos la especie que ha

dado sentido a este cielo, que ha comprendido su naturaleza, su inmensidad y que ahora se pregunta sobre su propio lugar en este Universo asombroso pero, en último término, comprensible.

Éste es un libro que nos hará pensar sobre los 13.800 millones de años a lo largo de los cuales nuestro Universo ha cambiado y generado complejidad. Nosotros, recién subidos al escenario en el que tiene lugar este drama de cambio constante, hemos descubierto que nuestros átomos de carbono, que definen la arquitectura de la vida, han sido creados en explosiones de violencia inimaginable causadas por la muerte de estrellas. Que cuando miramos al cielo estrellado hacemos un viaje en el tiempo, ya que la luz que nos llega hoy fue emitida hace miles o millones de años por estrellas que probablemente estallaron y se apagaron hace mucho tiempo. Habitamos un Universo en el que nos preguntamos sobre el sentido de nuestra existencia mientras buscamos señales en el espacio de otros mundos afortunados en los que exista la vida. En él hemos creado teorías que permiten la existencia de otros universos —tal vez un número virtualmente infinito de ellos— en los que alguien muy parecido a ti, amigo lector, sujeta este libro bajo la luz de dos soles en un planeta por lo demás no muy distinto del nuestro. O en los que un primate que caminaba erguido y que inventó el fuego no fue capaz de florecer y se extinguió. Desde que pudimos pensar acerca del mundo, no hemos dejado de hacernos preguntas. El físico John Wheeler, uno de los gigantes de la ciencia del siglo xx, señaló en una ocasión: «Habitamos una isla en mitad de un océano de ignorancia. A medida que crece nuestro conocimiento, también lo hace la costa de nuestra ignorancia». El avance de la ciencia, tal y como se refleja en esta obra, conlleva un reto pero también nuevas aventuras: con las respuestas siempre surgen otras incógnitas. Los autores han sabido ofrecer una visión poderosa de lo que hemos llegado a saber, a la vez que nos colocan frente a frente ante lo que aún desconocemos. Éste es sin duda un buen libro para reflexionar, imaginar y no perder el rumbo mientras caminamos a lo largo de la costa siempre cambiante de nuestra isla, llena de preguntas sin responder.

Ricard Solé, Doctor en Física y Licenciado en Biología, es Profesor de Investigación ICREA en la Universidad Pompeu Fabra de Barcelona, donde dirige el Laboratorio de Sistemas Complejos. Su campo de investigación es marcadamente interdisciplinar e incluye temas como la teoría de redes, la biología sintética, el cáncer, o la evolución biológica y cultural. Es catedrático externo del Instituto de Santa Fe (Nuevo México, EE. UU.) y profesor externo del Centro para la Evolución y el Cáncer (Universidad de California en San Francisco, EE. UU.). Ha publicado numerosos trabajos en las revistas científicas de mayor impacto, así como varios libros de divulgación. Ha recibido, entre otras distinciones, el Premio Ciutat de Barcelona 2004 y La Vanguardia de la Ciencia 2011.

Introducción

Tal vez las preguntas más sugerentes que la ciencia actual tiene planteadas son el origen del Universo, la emergencia de la vida y la aparición de nuestra especie. Estos *tres orígenes* supusieron puntos de inflexión respecto de la situación en la que se producían, y desencadenaron eventos de emergencia e innovación trascendentales en ese largo camino transcurrido desde el Big Bang hasta nuestros días. Así, el origen del Universo conllevó la aparición del propio tiempo y del espacio, de la energía y de la materia, a partir del vacío. Por su parte, el origen de la vida supuso la emergencia de un tipo especial de entidades químicas que tienen la capacidad de reproducirse y evolucionar por selección natural. El tercer origen fue el que permitió, dentro del linaje de los primates, la aparición del género *Homo*: una sucesión de especies caracterizadas por un progresivo desarrollo de su cerebro, asociado al uso cada vez más perfeccionado de herramientas. Así se llegó a los humanos modernos, a *nosotros*: los únicos seres vivos conocidos que somos capaces de preguntarnos por nuestro lugar en el Cosmos.

La investigación sobre estos tres orígenes no sólo alcanza las fronteras del conocimiento científico sino que lo trasciende, involucrando a otros campos de la cultura y el pensamiento. Así, los numerosos interrogantes que se plantean, mostrados en este libro desde una perspectiva estrictamente racional, no son sino la versión actualizada de las preguntas que nos han acompañado desde que los humanos comenzamos a reflexionar bajo el cielo estrellado: *¿quiénes somos?*, *¿de dónde venimos?*... e, incluso, *¿estamos solos en el Universo?* Ante interrogantes de tal calado, el uso del método científico y el trabajo de generaciones de investigadores han puesto en nuestras manos numerosas herramientas conceptuales y experimentales que nos han ayudado a aproximarnos progresivamente a algunas de sus respuestas.

En 1863, Charles R. Darwin envió una misiva al Ateneo de Londres en la que comentaba un escrito del paleontólogo Richard Owen. En una de sus líneas afirmaba: «Nuestra ignorancia sobre el origen de la vida es tan profunda como sobre el origen de la fuerza o de la materia». El reconocimiento de que ciertos temas científicos eran aún inabordables en su época acompañó a Darwin durante toda su vida, como queda patente en otra carta, enviada en 1887 a su amigo y eminente botánico Joseph D. Hooker, en la que le decía: «No tiene sentido discutir sobre el origen de la vida, es como hacerlo sobre el origen de la materia». En 1951 John D. Bernal, pionero en el estudio de la estructura de las proteínas, comentaba esa cuestión en su libro *The physical basis of life*: «Esta frase de Darwin no implica que debamos aceptar propuestas descabelladas sobre el origen de la vida o de la materia, que sólo sirven para disfrazar la ignorancia, sino que debemos intentar, casi desde un principio, producir secuencias lógicas y bien estructuradas con las cuales sea posible demostrar que unos estadios precedieron a otros, y a partir de ellas desarrollar paso a paso una narrativa coherente».

Ése es el principal objetivo del presente libro: mostrar las secuencias lógicas de procesos con las que los científicos estamos intentando explicar cómo se produjo el origen de la materia y de la vida, y también el de ese tipo de materia viva que es capaz de preguntarse por sus orígenes: nuestra especie. La ciencia tiene herramientas y utiliza métodos que nos permiten distinguir entre los fenómenos posibles y aquellos que no lo son porque violarían las leyes de la física y la química. Lo que es imposible ahora también lo fue en el pasado, ya que *las reglas fisicoquímicas del juego* no han cambiado desde la primera fracción de segundo del Universo. Dentro del territorio de lo posible, sabemos que hay fenómenos con más o menos probabilidad de haberse producido: a partir de los más probables debemos ser capaces de construir un relato lógico que nos permita avanzar hacia *lo que pudo ocurrir* en cada uno de los orígenes, y en las etapas principales que se sucedieron entre ellos. Éste es un esfuerzo arduo porque en muchos casos sólo tenemos pruebas indirectas sobre lo que tal vez sucedió, *pistas* que, además, en ocasiones son contradictorias y deben ser sometidas a un juicio crítico muy riguroso.

En nuestra opinión, para intentar superar tales dificultades en la investigación sobre los tres

orígenes y sus consecuencias es recomendable una aproximación transdisciplinar, en la que distintas ramas de la ciencia ayuden a responder las principales preguntas que surgen en cada etapa. Además, este planteamiento nos permite evaluar las diferencias y establecer los principios comunes que subyacen a los fenómenos de emergencia producidos en los tres casos. En su imprescindible libro *Reglas y consejos sobre investigación científica*, publicado en 1941, Santiago Ramón y Cajal decía lo siguiente: «Las ciencias generales o abstractas, según las clasificaciones de Comte y de Bain, explican a menudo los fenómenos de las ciencias complicadas y concretas. Por donde se cae en la cuenta de que una seriación jerárquica bien entendida de los conocimientos humanos representa un verdadero árbol genealógico. La Lógica y las Matemáticas asisten y esclarecen la Física y la Química, y éstas a su vez explican, y en parte generan, la Biología, la Sociología y sus diferentes ramificaciones». No podemos estar más de acuerdo con esta reflexión, que ejemplifica la vigencia actual de gran parte de las ideas de nuestro primer premio Nobel. Eso sí, en la cita escogida faltaría una mención a la Geología, otra de las ramas de la ciencia más relevantes y productivas.

Siguiendo las enseñanzas de los científicos que nos han precedido, gigantes sobre cuyos hombros caminamos para poder ver más lejos, cada uno de los autores de este libro hemos escrito una de sus tres secciones. Con ello hemos intentado profundizar suficientemente en el origen que se encuentra más cercano a nuestro campo de investigación, pero trabajando en continuo diálogo entre las disciplinas que los tres manejamos. Como es lógico, aunque cada sección se centra en uno de los orígenes, también hemos expuesto, más sucintamente, los principales procesos ocurridos entre el origen del Universo y el de la vida, entre la aparición de los seres vivos y el origen de los humanos, y entre éste y la humanidad actual.

Dentro de tal esquema, la sección inicial guiará al lector durante los primeros dos tercios de la historia del Universo. Esta época comenzó hace 13.800 millones de años (Ma) con el origen de todo, en la singularidad inicial conocida como Big Bang, y terminó con la formación del Sistema Solar y de nuestro propio planeta hace unos 4.570 Ma. La edad más joven del Universo se caracterizó por un rápido y progresivo enfriamiento del material inicial, un plasma de partículas elementales y energía cuya densidad y temperatura eran inimaginablemente altas. Repasaremos la primera fase de expansión exponencial del espacio, conocida como *inflación*, que duró solamente una fracción minúscula de segundo y homogeneizó el Cosmos de un modo prácticamente perfecto. Describiremos la física de altas energías que nos permite entender cómo el enrarecimiento progresivo causado por la expansión provocó una rápida bajada de la temperatura, de modo que al cabo de un segundo los quarks se agruparon para formar protones y neutrones. No obstante, hasta tres minutos después del Big Bang la temperatura era demasiado alta, y no pudieron dar comienzo las reacciones nucleares que conocemos como *nucleosíntesis primordial*. Comentaremos estas reacciones —uno de los pilares básicos del modelo cosmológico actual—, que ocuparon el tiempo comprendido entre los tres y los veinte primeros minutos, dejando como resto un Universo constituido por un 75 % de su masa en forma de núcleos de hidrógeno, un 25 % en forma de núcleos de helio, trazas de otros núcleos ligeros, y un mar de electrones libres demasiado calientes aún para unirse a ellos.

Cerraremos la fase inicial de la evolución del Universo describiendo cómo, 380.000 años después del Big Bang, la temperatura bajó lo suficiente como para permitir que los electrones se unieran a sus núcleos respectivos. Es el momento que conocemos como *recombinación*, de enorme importancia para los astrónomos: el Universo se volvió transparente y la radiación pudo viajar sin obstáculos. Aquél fue el origen de *la luz*. Aún hoy recibimos esa luz primordial, proveniente de todas partes del cielo, como una radiación casi totalmente isótropa: es el *fondo cósmico de microondas*. En este punto presentaremos y discutiremos la acción de la gravedad, que ha regido desde la recombinación —e incluso antes— hasta nuestros días la historia del Universo y su evolución. Las mínimas irregularidades que permanecieron tras el período inflacionario inicial, y que podemos detectar en el fondo de microondas, crecieron por efecto de la gravedad hasta formar macroestructuras cósmicas —como paredes, filamentos y cúmulos— sobre las que se depositaron la materia oscura y la materia visible para dar lugar a las galaxias que observamos en la actualidad. Un proceso similar pero a menor escala, dentro de cada galaxia, llevó al colapso de estructuras menores que originaron cúmulos estelares, estrellas, discos protoplanetarios, sistemas solares y planetas como el nuestro. Este recorrido concluirá con una revisión de la formación del sistema Tierra-Luna y de los procesos ocurridos durante sus primeras etapas.

La segunda sección del libro está dedicada al origen y la evolución de la vida, y comienza con la química que pudo iniciarse en nuestro planeta desde hace aproximadamente 4.400 Ma. Actualmente consideramos que, 550 Ma después, en la Tierra ya se daban las condiciones fisicoquímicas adecuadas para la emergencia de los sistemas vivos: contenía no sólo agua líquida, sino también un notable repertorio de moléculas orgánicas, parte de ellas de origen endógeno y otras aportadas por los meteoritos y cometas que habían estado bombardeando nuestro planeta durante la época anterior. Se mostrarán las bases moleculares de los seres vivos, y se reflexionará sobre la propia definición de *vida*, es decir, lo que nos distingue de los sistemas inanimados. Describiremos cómo las teorías y aproximaciones experimentales actuales permiten plantear las transiciones que debieron producirse en los medios heterogéneos que contenían moléculas en constante interacción. Fruto de esa fase se originaron *sistemas proto-celulares* que combinaban los tres componentes fundamentales de la vida: un compartimento que distinguía el ser vivo de su entorno, un metabolismo con el cual se intercambiaba materia y energía con el exterior, y una molécula con información genética que podía replicarse experimentando cambios o mutaciones durante el proceso.

A partir del origen —o los orígenes— químicos de la vida se formaron entidades capaces de reproducirse generando una cierta diversidad en sus descendientes, entre los que la selección natural favorecería a los que mejor respondieran a las condiciones ambientales existentes en cada momento. Se daban así los primeros pasos de la *evolución biológica*, un proceso de tanteo y error, de búsqueda sin ninguna finalidad predefinida, que desde entonces es consustancial a la vida. En este contexto, se mostrará el papel de los virus y otras entidades replicativas subcelulares como mediadores en la transferencia de información genética entre las células. Fruto de esa constante exploración, hace más de 3.500 Ma ya había surgido una especie celular suficientemente compleja, que conocemos como *LUCA*: no tenemos evidencias directas sobre ella, pero sabemos que fue el último ancestro común de todos los seres vivos que han habitado y habitan en nuestro planeta. Desde *LUCA* evolucionaron los tres grandes linajes celulares: *bacterias*, *arqueas* y *eucariotas*. Los microorganismos desarrollaron distintas estrategias metabólicas y se fueron adaptando a las condiciones siempre cambiantes de la biosfera. Dentro del árbol de la vida —que, como veremos, en realidad se parece más a un arbusto— la emergencia de la *célula eucariótica* hace aproximadamente 2.000 Ma supuso un importante salto de complejidad morfológica y funcional, en el que intervinieron varios procesos de simbiosis. Diferentes trayectorias evolutivas originaron linajes de eucariotas unicelulares y, desde hace unos 1.000 Ma, también pluricelulares. Con estos últimos, un nuevo nivel de complejidad entraba en escena. Si nos fijamos en la rama que conduce a nuestra especie, los primeros animales tienen una antigüedad de al menos 750 Ma y los mamíferos aparecieron hace aproximadamente 220 Ma. En ellos se encontraba el sustrato genético que, mucho después, permitiría dar lugar al siguiente origen tratado en el libro.

La tercera sección de esta obra comenzará exponiendo las posibles razones que, dentro de la rama de los primates —originados hace entre 74 y 63 Ma—, produjeron el «big bang» del linaje del género *Homo*, tras un período que había estado marcado por una relativa estabilidad morfológica de nuestros ancestros desde hace 7 Ma hasta hace 3 Ma. El enfriamiento progresivo del planeta en los últimos 3 Ma modificó de manera drástica los cálidos ecosistemas del Mioceno de África y Eurasia: la mayor parte de nuestros antepasados desaparecieron y aquel cambio pudo haber supuesto el final de la genealogía humana. Pero eso no sucedió, porque disponíamos de suficientes recursos genéticos para responder a los retos planteados. Comentaremos cómo la aparición del género *Homo*, hace quizá 2,4 Ma, podría ser un buen ejemplo del modelo del *equilibrio puntuado*. Sin embargo, será necesario matizar que ese cambio evolutivo tardó en cristalizar cerca de un millón de años: un período que resulta insignificante en comparación con los que se manejan en las otras dos secciones de este libro, pero que es trascendental para el desarrollo de las especies continentales. Durante ese tiempo asistimos a la emergencia de varios aspectos decisivos en el devenir de nuestra evolución, que quedaron registrados en los yacimientos paleontológicos y arqueológicos. Todos ellos pudieron retroalimentarse para acelerar el proceso hacia un nuevo modelo de ser humano.

Dentro del género *Homo*, la aparición de la especie *Homo sapiens* hace unos 200.000 años fue otro salto cualitativo fundamental, quizá aún más difícil de explicar. Pero existen suficientes investigaciones como para entender que el origen de los humanos modernos se fue gestando durante un período también cercano al millón de años. El enfriamiento del clima y la mayor

duración y virulencia de las glaciaciones en el hemisferio norte del planeta ya no puede utilizarse como argumento para explicar la aparición de nuestra especie. De acuerdo con el paradigma vigente, el origen de *Homo sapiens* se encuentra en África, donde los efectos del clima afectaron a la progresiva extensión del desierto del Sáhara pero no tanto a las regiones subsaharianas de las que procedemos. Además de las evidencias derivadas de los avances en paleontología y arqueología, en esta obra se recogen y contextualizan también los últimos hallazgos de la paleogenética, que bajan de su pedestal a nuestra especie y nos hablan de hibridaciones quizá más habituales y decisivas de lo que se había considerado en los últimos decenios. En cualquier caso, el devenir de la humanidad ha sido —y será— el resultado de la coexistencia de la evolución biológica, a la que estamos sometidos como especie, con un rasgo diferencial respecto a los demás seres vivos: la potencialidad de nuestro cerebro nos aboca a una rápida *evolución cultural* con la que modificamos drásticamente el entorno en el que vivimos.

En conclusión, muchos son los interrogantes planteados en estos campos de investigación tan sugerentes e interrelacionados. Las preguntas se suceden, se combinan, generan otras nuevas. Precisamente ése es el trabajo de la ciencia: responder a algunos interrogantes pero, sobre todo, plantear los que surgen con cada respuesta. «Desafortunados los científicos que sólo tengan en su cabeza ideas claras», escribió Louis Pasteur. Para avanzar es necesario dudar. Y nuestro espíritu crítico debe ser tanto más exigente cuanto mayor es la repercusión de las preguntas a las que nos enfrentamos. Una reflexión muy adecuada en este contexto se encuentra en un artículo publicado en 1987 por Severo Ochoa, nuestro segundo premio Nobel: «Para la mayoría de los científicos, la vida es explicable casi, si no en su totalidad, en términos de la física y la química. Eso no quiere decir, sin embargo, que sepamos lo que es la vida. ¿Lo sabremos jamás?». Debemos asumir con humildad que aún es mucho más lo ignorado que lo conocido sobre los orígenes del Universo, de la vida y de los humanos. Sin embargo, durante las últimas décadas se ha avanzado de forma espectacular en estos tres ámbitos, y los científicos estamos logrando enlazar diferentes evidencias aportadas por disciplinas complementarias para construir, como reclamaba Bernal, una narrativa coherente sobre los orígenes. Ése es el fascinante viaje que proponemos al lector de esta obra.

C. B., A. F. S., J. M. BdC.

El Universo

Alberto Fernández Soto

El esfuerzo para comprender el Universo es una de las pocas cosas que eleva la vida humana por encima del nivel de la farsa y le imprime algo de la elevación de la tragedia.

STEVEN WEINBERG

Prólogo

Una de las características que probablemente separa a los humanos del resto de la vida en la Tierra es la consciencia de su propia existencia. Esta consciencia individual lleva aparejada de modo indisoluble el planteamiento de cuestiones sobre su propio origen y su destino. Desde ahí resulta inmediato el paso a preguntarse sobre el origen y el destino de todo lo que nos rodea. Y, entre todas las cosas que los primeros humanos veían a su alrededor, figuraban de modo preeminente los objetos del cielo. Para empezar el Sol, que rige el tránsito del día a la noche. A continuación la Luna, que define los meses, ciclos de aproximadamente 29 días en los que las noches son más o menos oscuras, haciéndolas más aptas para cazar o para viajar. En tercer lugar las estrellas, que definen el año, un ciclo de aproximadamente 13 meses lunares en el que se encarnan las estaciones. Con seguridad, la percepción de la constancia mecánica de estos ciclos en la época prehistórica fue el primer acercamiento a la ciencia de nuestros antecesores, al modo en que el simio Moonwatcher observa la Luna en el prólogo de la película *2001: una odisea del espacio*, de Stanley Kubrick y Arthur C. Clarke.

La observación de la inmutable periodicidad del cielo se rompía al comprobar que cinco de los astros no respetaban ninguno de sus ciclos. Mercurio, Venus, Marte, Júpiter y Saturno fueron por tanto considerados como entes dotados de vida propia que se movían por el cielo a voluntad,¹ dando origen a los mitos de los dioses y sus hogares celestes. La observación del cielo, por tanto, enlaza también con la aparición de la espiritualidad y su engarce con las religiones. No sería hasta el establecimiento del método científico, en la Europa del siglo XVI, que los movimientos de los planetas serían definitivamente entendidos y encajados en la misma visión mecánica del resto de la esfera celeste.

Ambas visiones, la científico-mecanicista y la filosófico-espiritual, han intentado dar respuesta a las preguntas sobre el origen del Cosmos que constituyen la raíz de este libro. En particular, hoy solemos encajar bajo el epígrafe de la cosmogonía el conjunto de principios y modelos sobre el origen del Universo vistos desde un punto de vista filosófico y/o epistemológico, mientras que la cosmología es la ciencia que se ocupa del enfoque físico y/o matemático de las mismas cuestiones. Es la cosmología, por tanto, el objeto de la primera parte de nuestro viaje.

Bases del modelo

Al precio de correr el riesgo de explicar el truco antes de hacerlo, presentaremos de modo muy breve las características principales del modelo del origen del Universo que conocemos como «Gran Explosión», en inglés «Big Bang». El motivo es que de este modo podremos utilizar en ocasiones algunos detalles del modelo (como pueden ser la edad actual del Cosmos o sus ingredientes físicos) sin que sea necesario explicarlos en el momento, o dejarlos como algo que el lector necesita asumir.

El modelo del Big Bang se caracteriza por postular que todo el contenido del Universo (materia, energía, espacio y tiempo) aparece de modo súbito en un momento concreto de nuestro pasado. Además, el estado inicial del Universo era una singularidad en la que la densidad, la temperatura y la presión eran infinitas o, al menos, más grandes que cualquier valor que tenga sentido para la física que conocemos. En sus fases más tempranas se inicia un proceso de rápida expansión en todas las direcciones, al que el modelo debe su nombre.

Las primeras ideas que llevarían al desarrollo de esta teoría pueden trazarse hasta el análisis del matemático ruso Alexander Friedman y los modelos del astrónomo y sacerdote belga Georges Lemaître, que entre 1924 y 1927 plantearon la plausibilidad de un Universo en expansión como solución a las ecuaciones de Einstein. Pocos años después, en 1929, Edwin Hubble demostró que, efectivamente, las galaxias se alejaban unas de otras a velocidades proporcionales a las distancias entre ellas, poniendo así la primera base observacional del modelo.

A lo largo de los años cuarenta y cincuenta, y en combinación con los avances en física nuclear, muchos físicos estudiaron los procesos que podrían haber llevado a la formación de los primeros átomos en el Universo durante la fase de temperatura extremadamente alta que se suponía había seguido inmediatamente al instante original. Así, la comprobación de que la proporción en que aparecían los átomos componentes de los objetos celestes (aproximadamente 75 % de hidrógeno, 25 % de helio, y trazas del resto de los elementos) coincidía con lo esperado de sus cálculos constituyó la segunda prueba observacional sólida de la teoría.

Finalmente, en 1964 se observó por primera vez una radiación de fondo que permea todo el Universo, proveniente de todas las direcciones al mismo tiempo, extremadamente homogénea, y correspondiente a una temperatura ligeramente inferior a 3 grados por encima del cero absoluto. Hoy interpretamos esta radiación como el eco de la propia explosión que dio origen al Universo.

Debemos señalar desde el principio que la idea de «explosión» implica un movimiento rápido de la materia en un espacio preexistente y a partir de un centro, lo que es una analogía totalmente equivocada, ya que el modelo postula la aparición simultánea del espacio, el tiempo y la materia. El tiempo tiene, por tanto, un límite temporal inferior (un instante $t = 0$), mientras que el espacio aparece como infinito desde el primer instante. Los mejores ajustes a todos los datos cosmológicos de que disponemos nos dicen que la edad actual del Universo es 13.800 Ma, con una pequeña incertidumbre de menos de 3 partes en 1.000.

Considerar el espacio como infinito desde el origen es un detalle crucial para entender muchos otros conceptos clave en nuestra visión global del Universo y su historia. Por ejemplo, nuestro *Universo observable* es el fragmento del Universo cuya luz ha tenido tiempo de llegar hasta nosotros. Básicamente es una esfera con un radio que sería de 13.800 millones de años-luz¹ (la distancia que habría recorrido la luz desde el Big Bang hasta hoy) si no fuera porque debemos tener en cuenta la expansión: las partes del Universo que emitieron esa luz hace 13.800 Ma se han ido alejando de nosotros a la vez que la luz se iba acercando. Una estimación razonable del radio físico presente de nuestro Universo observable² es 50.000 millones de años-luz.

Si pudiéramos retroceder en la historia del Universo veríamos que la esfera de nuestro Universo observable era más y más pequeña en el pasado, hasta reducirse a un punto en el momento de la Gran Explosión. De hecho, si miramos con detalle podremos ver que hay dos esferas que van menguando: el volumen físico definido por nuestra esfera a fecha de hoy se comprime

simplemente por la contracción del Universo (recordemos que estamos yendo marcha atrás en el tiempo). Pero en cada instante podemos también calcular cuál era la extensión del Universo observable justamente en ese momento, lo que define otra esfera centrada en nosotros. Puede ocurrir que en un momento dado la primera de ellas sea mayor que la segunda, que sean iguales, o lo contrario. Es decir, a lo largo de nuestra historia hay objetos que pueden haber entrado en nuestro horizonte cósmico, y puede haber otros que hayan salido de él. El criterio básico para decidir cuál es el caso es la relación entre la velocidad a la que un cuerpo se aleja de nosotros por el flujo inducido por la expansión del Cosmos y la velocidad de la luz.³

Las distintas ramas de la física que utilizamos hoy en día, gracias a las cuales podemos abordar los problemas relacionados con el origen del Universo (básicamente teoría de la relatividad general, física de partículas, termodinámica, física nuclear, etc.) nos permiten entender con relativa seguridad los eventos que han ocurrido desde que el Universo tenía aproximadamente una edad de una billonésima de segundo. Antes de ese momento pudo producirse una expansión exponencialmente rápida, en un fenómeno al que llamamos inflación. Antes aún, cuando el Universo tenía la edad de sólo una fracción ínfima de un segundo, se encontraba en una era que llamamos la *época de Planck*,⁴ en la que los efectos cuánticos dominaban a todas las escalas, un momento que no podemos entender por carecer de una teoría válida que combine física cuántica y relatividad general.

En lo que se refiere al contenido del Universo, el mejor ajuste a todas las observaciones se consigue asumiendo que vivimos en un espacio-tiempo plano, es decir, que cumple los tradicionales axiomas de la geometría euclidiana. Aproximadamente el 69 % del Universo consiste en una energía misteriosa, cuyo origen desconocemos, a la que llamamos energía oscura. El 31 % restante se compone de materia, aunque es necesario señalar que mientras que el 5 % es la materia habitual, que podemos ver y sentir a nuestro alrededor, el 26 % restante se compone de una materia cuya naturaleza aún hoy no conocemos: la llamamos —también— materia oscura. Cabe recordar aquí que, según la teoría de la relatividad de Einstein, masa y energía son dos caras de la misma entidad, por tanto cuando se realiza el censo del contenido del Cosmos ambas deben tenerse en cuenta.

A lo largo de la primera parte de esta sección repasaremos la física necesaria para entender el modelo de la Gran Explosión, en particular concentrándonos en las partículas elementales, algunas de sus propiedades fundamentales y sus interacciones. Utilizaremos conceptos básicos de termodinámica para estudiar el proceso de enfriamiento que el Universo atraviesa desde el propio instante del origen hasta nuestros días, y cómo su contenido va condensándose y cambiando sus propiedades, desde la energética mezcla inicial hasta el gélido Universo que hoy observamos. Repasaremos después las tres principales pruebas observacionales que dan soporte al modelo. Comentaremos algunos aspectos de éste, que no están aún sólidamente establecidos, pero que probablemente lo estarán en un futuro cercano. Finalmente, daremos algunas pinceladas sobre el futuro destino del Universo y sobre sus primeros 9.000 Ma: la creación de las primeras estructuras, la formación y evolución de galaxias, estrellas, y sistemas planetarios, y la generación del marco espacial adecuado para la aparición de la vida.

La física del enfriamiento

La historia del Universo desde el Big Bang puede describirse como la historia de un enfriamiento. En la actualidad creemos que una fluctuación cuántica en un vacío absoluto provocó un desequilibrio que llevó al nacimiento simultáneo del espacio, el tiempo, la materia y la radiación como un todo. El propio momento del origen, como hemos señalado anteriormente, queda escondido a nuestra vista por la presencia de una singularidad, y la física que conocemos sólo empieza a ser una herramienta práctica para describir el Universo a partir de $t = 10^{-43}$ segundos.

A medida que el fragor inicial fue apagándose, las condiciones de temperatura y presión fueron bajando, hasta alcanzar los valores actuales. Hoy pensamos en el espacio exterior como algo frío, vacío y oscuro, pero no ha sido siempre así. De hecho, las condiciones en el Universo inicial (en todos sus puntos) fueron tales que aún hoy no hemos conseguido reproducirlas en ningún laboratorio, y se parecían a las que sólo podemos imaginar en el interior de una estrella o en una explosión nuclear.

Todos hemos visto derretirse cubitos de hielo, o hervir agua en una cacerola. Sabemos que el calor añade energía a las moléculas de agua, y éstas la utilizan para aumentar su movimiento relativo. Las moléculas casi inmóviles del hielo sólido, cuando vibran con suficiente energía, rompen sus enlaces y llegan a fluir unas sobre otras: es el agua líquida. Si adquieren aún más energía, pueden también romper los enlaces débiles que las mantienen unidas como un líquido, y pasar a moverse independientemente unas de otras: es el vapor de agua.

Aunque ya no sea una escena habitual en nuestras casas, no cuesta demasiado imaginar que si seguimos aumentando la energía podremos seguir rompiendo enlaces. Así, a una temperatura superior a los 3.000 °C, ¹ los enlaces que mantienen unidos los átomos de hidrógeno y oxígeno en la molécula de agua se rompen y no podemos tener agua como tal, sino una mezcla gaseosa que contiene moléculas formadas por átomos de cada uno de esos elementos.

Podríamos seguir aumentando la temperatura de nuestro «horno imaginario» y veríamos que aproximadamente a 10.000 °C los propios átomos de hidrógeno se romperían, dejando una mezcla de sus componentes: protones y electrones. Lo mismo ocurriría con los átomos de oxígeno si la temperatura alcanzase millones de grados. Y después, a medida que el calor aumentara, los núcleos atómicos se romperían en sus constituyentes (protones y neutrones), e incluso estos últimos acabarían «disolviéndose» en sus partículas más elementales: los quarks.

Hemos hecho este recorrido partiendo de algo que estamos habituados a ver, y usando solamente un conocimiento básico de física y química hemos podido seguir la trayectoria de la materia al calentarse. Pues bien, la mejor forma de entender los procesos que se dieron en el origen del Universo es precisamente pensar en un proceso como éste, pero «dando la vuelta» a la manivela del tiempo y haciéndola girar al revés: partamos de un Universo extremadamente caliente, en el que no hay nada más que una sopa de partículas elementales, y veamos qué es lo que le ocurre cuando se enfría.

Física cuántica

En teoría, y desde un punto de vista puramente matemático, el origen del Universo parte de un momento en el que la temperatura y la densidad eran infinitas. A día de hoy la física no puede decirnos demasiado sobre ese momento exacto, y quizás precisamente por eso lo llamemos *singularidad*. Una singularidad es un instante en el tiempo, o un lugar en el espacio, en el que alguna propiedad física no se comporta de modo habitual, sino que diverge (éste es el término matemático para indicar que su valor crece indefinidamente) y, por tanto, tenemos un problema.

Desde las primeras décadas del siglo xx, cuando se vivió una era dorada de la física, disponemos de dos teorías básicas para explicar el Universo: la mecánica cuántica y la teoría de la

relatividad. La primera se utiliza para interpretar las propiedades de la materia y la energía en los límites de lo más minúsculo, cuando aparecen fenómenos que parecen incomprensibles desde el punto de vista de la física clásica. Las partículas comienzan a comportarse al modo de las ondas (¡y viceversa!), y funciones y magnitudes que en cualquier otro entorno son perfectamente continuas y suaves se comportan de modo discontinuo, como si estuvieran formadas por unidades separadas y se movieran a saltos. Esto incluye, en el extremo, al propio espacio y el tiempo, que en escalas minúsculas de tamaño (o enormes de energía) pueden mostrar una estructura compleja. En el extremo opuesto, la teoría de la relatividad representa una ampliación de la teoría de la gravitación universal de Newton que nos permite entender el Cosmos a gran escala, y trata el espacio y el tiempo como un fluido de cuatro dimensiones cuya flexibilidad marca la evolución de las partículas que por él se desplazan. Así, la «fuerza» de la gravedad desaparece de las ecuaciones para convertirse en una deformación del espacio (y del tiempo) que obliga a las partículas a moverse en trayectorias determinadas por la distribución de la materia.

Desgraciadamente, más de 100 años después de los primeros trabajos de Albert Einstein y mientras nos encaminamos al primer centenario de los principales resultados de la teoría cuántica, estas dos teorías siguen comportándose como agua y aceite. Mientras que las otras tres interacciones básicas de la naturaleza (el electromagnetismo y las fuerzas nucleares fuerte y débil)² han encajado perfectamente en el marco de la mecánica cuántica, nadie ha sido capaz de crear una teoría válida que «cuantice» la gravedad, haciéndola compatible con las propiedades de partículas, ondas y campos en el límite de bajas energías o pequeños tamaños. En principio este problema podría no ser demasiado serio, ya que la gravedad es una fuerza que actúa, en el Universo que conocemos, sólo a grandes distancias y en presencia de enormes masas. Cuando un físico intenta explicar las interacciones entre átomos, las que tienen lugar entre las partículas del núcleo atómico, o las reacciones que tienen lugar en las colisiones de altísima energía del Large Hadron Collider (LHC) en el Centro Europeo de Investigación Nuclear (CERN) de Ginebra, utiliza exclusivamente el electromagnetismo, las interacciones nucleares fuerte y débil, y sus versiones cuánticas recogidas en teorías con nombres tan sugerentes como la electrodinámica y la cromodinámica cuánticas. La gravitación no pinta nada ahí, porque la intensidad de la atracción gravitatoria entre esas partículas es completamente despreciable si la comparamos con las demás.

Uno puede verse tentado a pensar que así debería ser para cualquier cálculo y cualquier estudio que nos podamos plantear: si las masas implicadas son suficientemente grandes como para que la gravedad sea importante, las escalas físicas serán también muy grandes, y podremos esquivar la necesidad de utilizar la mecánica cuántica. Por otra parte, si los efectos cuánticos son importantes, implica que las partículas deben encontrarse a distancias ínfimas entre sí, tener altísimas energías, o ambas cosas —ello descarta que sus masas puedan ser suficientemente grandes como para ser tenidas en cuenta—. Pero hay al menos dos escenarios donde el «arreglo» apenas descrito no se cumple. Podemos pensar en objetos extremadamente densos, donde la fuerza de la gravedad haya vencido a cualquier fuerza de repulsión que las partículas intenten oponerle (electricidad, fuerza nuclear, principio de Pauli,³ etc.) y la masa se haya empaquetado en distancias ínfimas. Podemos imaginar objetos como éstos, y les llamamos *agujeros negros*. Otro ambiente en el que las densidades de materia y energía pueden superar los límites que hacen necesario el uso de la mecánica cuántica para entender la interacción gravitatoria es, precisamente, el del Universo primitivo tal y como entendemos que debió de existir en las primeras fases del Big Bang.

En ambos casos (el Universo primordial y el interior de un agujero negro) necesitaremos una buena teoría cuántica de la gravedad para poder describir sus propiedades. No parece que estemos muy cerca de ese momento, y mientras tanto nos conformamos con teorías incompletas o aproximadas, lo que hace que nuestro entendimiento de los primeros instantes del Universo esté aún abierto a ideas más o menos aventuradas.

Quarks, leptones y gluones

El modelo estándar de la física de partículas elementales es una de las teorías físicas más exitosas. Reúne todas las partículas que conocemos y las interacciones entre ellas (con excepción, como explicamos en el apartado anterior, de la gravedad), englobándolas en un modelo matemático que resume de modo tremendamente elegante sus propiedades. Así, la jungla de las partículas

elementales acaba reducida a tres grupos: seis quarks, agrupados en dos tripletes (o tres generaciones), seis leptones, también agrupados en dos tríos de partículas (o tres parejas), y una serie de partículas que son responsables de las interacciones entre las demás, que llamamos gluones. Además, para cada partícula de materia que observamos sabemos que existe una contrapartida de *antimateria*, idéntica en masa pero con los valores de sus otras propiedades invertidos (por ejemplo, el positrón o antielectrón tiene la masa del electrón, pero carga positiva).

Para poder entender las fases que el Universo atravesó en los primeros instantes es importante comprender al menos los aspectos básicos del modelo, que describimos en esta sección. Iniciaremos nuestro viaje cuando el Universo tenía ya una billonésima de segundo de edad, una temperatura ambiente de 10.000 billones de kelvin, y estaba formado por una sopa prácticamente homogénea de las partículas más elementales que conocemos: quarks, leptones y gluones. Con anterioridad, durante la primera billonésima de segundo, habían ocurrido ya muchas cosas interesantes. Muchas de ellas no las entendemos todavía con claridad, y las abordaremos en el capítulo VII («El futuro de nuestro pasado») de esta primera sección.

El modelo estándar de la física de partículas incluye seis quarks diferentes, además de sus respectivos antiquarks. Estas partículas fueron propuestas por primera vez, en 1964, por Murray Gell-Mann (premio Nobel de Física en 1969) y George Zweig, y la primera evidencia experimental de su existencia se obtuvo pocos años después. Es habitual presentarlos reunidos en dos grupos de tres: así, podemos hablar de dos tripletes, cada uno de los cuales reúne quarks de igual carga eléctrica, o bien de tres parejas o generaciones, cada una de las cuales incluye quarks de masas similares. El primer triplete está formado por las partículas *up* («arriba»), *charm* («encanto») y *top* («cima»). Cada una de ellas tiene un quark correspondiente en el segundo triplete, a los que conocemos como *down* («abajo»), *strange* («extraño») y *bottom* («fondo»). La primera generación de quarks, compuesta por la pareja *up/down*, es la más ligera en términos de masa y ambas partículas, junto con los electrones, forman prácticamente todo lo que vemos a nuestro alrededor.

Los quarks tienen la curiosa característica de poseer cargas eléctricas fraccionarias, a diferencia de todas las demás partículas elementales. Cada quark del primer triplete tiene una carga positiva que corresponde a $\frac{2}{3}$ de la del protón, mientras que cada quark del segundo triplete tiene una carga negativa, correspondiente a $\frac{1}{3}$ de la carga del electrón. No obstante nunca se observan estas cargas fraccionarias, pues una de las reglas que rigen las formas en que los quarks pueden unirse fija que la carga total tiene que ser un número entero. Todas las normas que gobiernan el modo en que los quarks reaccionan entre sí y con otras partículas se reúnen en la teoría conocida como *cromodinámica cuántica*, desarrollada por los físicos David Politzer, Frank Wilczek y David Gross, que recibieron por ello el premio Nobel de Física en 2004.

La imagen pintoresca que sugieren los nombres de los quarks se completa con una nueva propiedad, desconocida en el mundo macroscópico. Además de tener masa, carga eléctrica y spin (una magnitud relacionada en cierto modo con las propiedades de giro de las partículas), se observó una nueva magnitud que podía adoptar tres valores diferentes. Se decidió dar a esta propiedad el nombre de *color*, que puede tomar en cada partícula uno de los siguientes valores: rojo, verde o azul. O también, en el caso de las antipartículas, sus «antivalores» respectivos: anti-rojo, anti-verde o anti-azul.

Es evidente que el color de los quarks no tiene absolutamente nada que ver con nuestro concepto habitual de color. La razón por la que se eligió esta analogía es que las formas en que los quarks pueden unirse están extremadamente limitadas por una norma muy sencilla: sólo pueden existir agregados de quarks que, en conjunto, no tengan color. Es decir, tal y como ocurre con los colores en la vida real, si unimos iguales cantidades de rojo, verde y azul formaremos el color blanco. Por tanto, un triplete de quarks que contenga uno de cada color puede formar una partícula estable. Análogamente, si unimos un quark de un color dado y su antiquark, que tenga el correspondiente «anti-color», la combinación será neutra y, por tanto, permitida.

Reuniendo las reglas que acabamos de ver para las uniones de quarks podemos calcular que la unión de tres quarks (*up, up, down*) tendría una carga total de $\frac{2}{3} + \frac{2}{3} - \frac{1}{3} = +1$. Si esos tres quarks tienen colores (rojo, verde, azul) en cualquier combinación, el conjunto resultante será neutro desde el punto de vista cromático, y el agregado es una de las partículas del núcleo atómico: el *protón*. Si cambiamos uno de los quarks *up* por un *down*, tendremos la combinación (*up, down, down*), de carga total $\frac{2}{3} - \frac{1}{3} - \frac{1}{3} = 0$. Si se mantiene la neutralidad del color, habremos logrado una partícula sin carga eléctrica que también forma parte de casi la totalidad de los núcleos

atómicos: la conocemos como *neutrón*. De modo análogo, pero utilizando tríos de quarks de otras generaciones, obtendremos partículas más pesadas y mucho menos estables. El término *bariones* (del griego βαρύς, *barys*, «pesado») se aplica a estas partículas porque, en los primeros tiempos de la física de partículas elementales, el protón y el neutrón eran las partículas más masivas que se conocían.

Por otra parte, es posible unir un quark y un antiquark para formar partículas llamadas *mesones* (del griego μέσος, *mesos*, «intermedio»). Se denominan así porque fueron predichos por el físico japonés Hideki Yukawa como las partículas responsables de transmitir la fuerza que mantiene unidos a los nucleones (protones y neutrones) en el interior de un núcleo atómico, y habían de tener masas intermedias entre la del electrón y la de los nucleones. El descubrimiento del mesón pi (π) confirmó esta idea, aunque desde entonces se han descubierto mesones mucho más masivos. Por su predicción, Yukawa se convirtió en 1949 en el primer japonés laureado con un premio Nobel.

Los *leptones* (del griego λεπτός, *leptós*, que significa «fino», «pequeño») son partículas en general ligeras, de las que el ejemplo más reconocible es el electrón, la partícula con carga elemental negativa que reside habitualmente en las capas que constituyen la envoltura exterior de todos los átomos. Como ocurre en el caso de los quarks, existen otras dos partículas cargadas negativamente, similares al electrón pero más masivas, y que en conjunto forman un triplete: la partícula *mu* (μ , también llamada muón, unas 200 veces más pesada que el electrón) y la partícula *tau* (τ , unas 3.500 veces más pesada que el electrón). Todas ellas tienen antipartículas con sus mismas masas pero cargas eléctricas positivas.

Existe además otro triplete de leptones eléctricamente neutros y mucho más ligeros, tan ligeros que su masa no ha podido aún ser determinada. Se trata de los *neutrinos*, de los que existe uno por cada uno de los leptones masivos: el neutrino electrónico, el neutrino muónico y el neutrino del tau. Por principios básicos se sabe que deben tener masa mayor que cero, aunque los experimentos actuales sólo permiten poner límites superiores muy estrictos a su valor. Por ejemplo, el neutrino electrónico ha de ser al menos 200.000 veces más ligero que el electrón.

La existencia del neutrino fue postulada en 1930 por el físico suizo-austríaco Wolfgang Pauli a fin de explicar el hecho observado de que muchas reacciones nucleares parecían violar la ley de conservación de la energía⁴. Pauli dedujo que debía existir una partícula muy ligera, que no interactuaba apenas con ninguna otra, y que podía escaparse de las reacciones llevándose el exceso de energía que desaparecía en ellas. La primera prueba física de la existencia del neutrino se obtuvo en 1956, y gracias a ella Frederick Reines consiguió el premio Nobel de Física de 1995.

Finalmente existen partículas cuya misión es la de actuar como enlaces entre las demás. Estas partículas, portadoras de las diversas interacciones físicas, se conocen como bosones de gauge. El término *bosón* se refiere de modo general a partículas que tienen número cuántico de spin entero, lo que hace que obedezcan unas normas conocidas como *estadística de Bose-Einstein*.⁵ La palabra *gauge* (palabra inglesa que traducida al castellano sería similar a «escala») se refiere a las teorías de partículas elementales que son invariantes ante una transformación de simetría local (*gauge theories*). Estas teorías son de hecho las que se utilizan como base para toda la física de partículas actual. Los bosones de gauge que corresponden a las interacciones fundamentales son los fotones, para la interacción electromagnética; los dos bosones W y el bosón Z para la interacción nuclear débil; ocho diferentes tipos de gluones (del inglés *glue*, es decir, «cola» o «pegamento») para la interacción nuclear fuerte; y el gravitón (que aún no ha sido detectado) para la interacción gravitatoria.

Es importante señalar que mientras que la partícula portadora de la interacción electromagnética, el fotón, es eléctricamente neutra y por tanto insensible a la fuerza que ella misma transporta, no ocurre lo mismo con los gluones, que sienten la carga de color. Por una parte esto fuerza a que la interacción nuclear fuerte sea necesariamente de corto alcance, ya que las partículas con carga de color no neutra no pueden existir en libertad por lapsos apreciables de tiempo, y además obliga a que las interacciones de este tipo sean notablemente más complejas que las que sólo implican al electromagnetismo.

	CARGA	1.ª GENERACIÓN	2.ª GENERACIÓN	3.ª GENERACIÓN
Quarks	+ 2/3	u up («arriba») m = 2,3 MeV	c charm («encanto») m = 1,275 GeV	t top («cima») m = 173,5 GeV

		$-1/3$	d down («abajo») $m = 4,8 \text{ MeV}$	s strange («extraño») $M = 95 \text{ MeV}$	b bottom («fondo») $m = 4,18 \text{ GeV}$
Leptones	0		ν_e neutrino del electrón $m < 2,2 \text{ eV}$	ν_μ muón neutrino del muón $m < 170 \text{ keV}$	ν_τ tau neutrino del tau $m < 15,5 \text{ MeV}$
	1		e electrón $m = 511 \text{ keV}$	μ muón $m = 105,7 \text{ MeV}$	τ tau $m = 1,777 \text{ GeV}$

FIGURA 1.1. En esta tabla se incluyen las características principales de todas las partículas verdaderamente elementales (quarks y leptones) que constituyen la materia que observamos. Para cada una de ellas se lista su carga y su masa. En el caso de los neutrinos se lista el límite de masa individual de cada uno de ellos, aunque las observaciones cosmológicas permiten también poner un límite a la suma de sus tres masas $\Sigma m < 0,32 \text{ eV}$. No se incluyen en la tabla sus respectivas antipartículas. Fuente: El autor, a partir de datos de Particle Data Group, <http://pdg.lbl.gov>.

Partículas

En el Universo que nos rodea, si evitamos los entornos de altísima energía que sólo se dan en los laboratorios de física de partículas o en el núcleo del Sol, prácticamente todo lo que vemos a nuestro alrededor está formado exclusivamente por protones, neutrones y electrones. Como ya hemos comentado, el electrón es una partícula verdaderamente elemental, mientras que tanto el protón como el neutrón son partículas compuestas de quarks. El protón es una partícula estable⁶ pero el neutrón, abandonado a sí mismo, se desintegra en un protón, un electrón y un antineutrino. La vida media⁷ de los neutrones libres es de poco menos de 15 minutos. En el interior de los núcleos atómicos, en cambio, protones y neutrones mantienen un equilibrio que incluye lo que podríamos llamar «intercambio de personalidad» entre ellos, con lo que ambas partículas se mantienen en general estables. Cuando no es así, la repentina descomposición de uno de ellos provoca lo que se conoce como desintegración beta, con la emisión de un electrón y un antineutrino (o un positrón y un neutrino), y la conversión del núcleo atómico a otro de número atómico una unidad mayor o menor, es decir, que contiene un protón más o menos que el núcleo original.

Cuando el Universo alcanza aproximadamente una millonésima de segundo de vida su temperatura se reduce lo suficiente para que los quarks puedan formar enlaces entre sí y crear grandes cantidades de protones, neutrones y sus respectivas antipartículas. No obstante, éstos no pueden aún unirse unos a otros, ya que la temperatura es demasiado alta. Se producen desintegraciones de neutrones y al mismo tiempo reacciones protón + electrón para crear nuevos neutrones, manteniendo un equilibrio entre ambas poblaciones y generando gran cantidad de neutrinos. Además se producen con enorme frecuencia encuentros hadrón-antihadrón,⁸ que reducen la cantidad neta de materia en el Universo, aumentando a cambio la cantidad de fotones de alta energía. Muchos de estos fotones participan a su vez en reacciones de producción de pares leptón-antileptón, partículas que vuelven a encontrarse y eliminarse prácticamente de inmediato. La radiación es de hecho el componente principal del Universo en esta época.

Este momento también define uno de los problemas que permanece abierto en nuestro entendimiento del origen del Universo. En algún punto del proceso de creación y eliminación de partículas que se produjo antes y durante esta época debió existir una asimetría que favoreciera al tipo de partículas que conocemos como *materia*, de modo que hoy en día observamos casi exclusivamente materia en el Universo, acompañada por trazas mínimas de antimateria. Un proceso perfectamente simétrico hubiera llevado a la desaparición total de la materia en cualquiera de las dos formas, o a un Universo con zonas claramente separadas que contuvieran sólo uno de los dos tipos de partículas. Nada de eso coincide con lo que observamos. Hablaremos más sobre este tema cuando repasemos los problemas pendientes del modelo.

Núcleos

Al cumplirse la primera décima de segundo tras el Big Bang ($t \sim 0,1$ s) la temperatura del Universo ha bajado lo suficiente para que las reacciones $\text{protón} + \text{electrón} \rightarrow \text{neutrón}$ ya no puedan producirse. Por tanto los neutrones libres empiezan a desintegrarse sin que ninguna reacción de creación sea capaz de equilibrar la cantidad de los que van desapareciendo. Hasta el inicio de esta época el Universo contenía una cantidad comparable de neutrones y protones, pero pronto comenzaron a unirse según una serie de reacciones que veremos con detalle cuando estudiemos la composición química del Universo. Para el momento en que el enfriamiento llega a un punto en que los núcleos no puedan ya reaccionar entre sí y la desintegración de los neutrones libres se completa, se alcanza la proporción actual de núcleos atómicos: tres cuartas partes de núcleos de hidrógeno (protones), una cuarta de núcleos de helio, y mínimas trazas de cualquier otro núcleo atómico.

Cuando el Universo cumple un segundo de vida su temperatura desciende hasta aproximadamente 10.000 millones de grados, y la densidad media del Universo es «sólo» unas 50.000 veces la del hierro. A esta temperatura y densidad los neutrinos pueden moverse libremente, sin interactuar con el material que les rodea. Por tanto los neutrinos procedentes de todas las reacciones que se han producido hasta ese momento viajan por el Universo desde entonces, formando un fondo que contiene valiosísima información sobre esa época. Por el momento (y también en lo que se refiere al futuro a medio plazo) ninguna técnica permite detectar este fondo cósmico de neutrinos. No obstante resulta tentador pensar en la gran cantidad de información sobre las fases más tempranas del Universo que está pasando continuamente a nuestro lado (de hecho, literalmente, a través de nosotros) sin que podamos leerla.

En esta época también empieza a haber más destrucción de pares electrón-positrón que aparición espontánea de nuevos pares a partir de la radiación. Por tanto aumenta la proporción de fotones en comparación con el de partículas masivas.

La época $t \sim 10$ s marca un umbral muy importante: por primera vez los protones y neutrones pueden unirse y mantenerse unidos, sin que la radiación y las colisiones con otras partículas puedan romper sus enlaces. Por tanto, es la época en la que se podría iniciar la formación de núcleos atómicos. No obstante, la producción se ve frenada porque el núcleo compuesto más sencillo, el deuterio,⁹ es aún inestable a esta temperatura. Habrá que esperar a $t \sim 220$ s para alcanzar una temperatura de 1.000 millones de grados, por debajo de la cual el núcleo de deuterio es ya estable. A partir de este momento se produce una carrera contrarreloj para crear la mayor cantidad de núcleos atómicos complejos posible antes de que el enfriamiento del Universo y la desintegración de los pocos neutrones que aún quedan frene completamente la posibilidad de nuevas reacciones.

Estas reacciones nucleares se frenan por completo después de $t \sim 20$ min, cuando la temperatura del Universo baja a 300 millones de grados. En este momento la densidad del Universo es similar a la del mercurio, y las reacciones de aniquilación partícula-antipartícula han dejado aproximadamente un protón y un electrón por cada mil millones de fotones, una proporción que se mantiene hasta nuestros días.

Átomos

A partir de $t \sim 20$ min el Universo entra en una época de expansión y enfriamiento en la que no hay ningún cambio de fase o de estado importante durante mucho tiempo. Debe reducirse la temperatura hasta los 3.000 K para que ocurra un efecto observable: por debajo de ella los protones pueden ligarse a los electrones de modo estable. Por tanto, el Universo pasa de estar formado por una mezcla de partículas cargadas (protones, núcleos de helio y electrones libres) a una mezcla de partículas neutras (átomos de hidrógeno y de helio).

¿Por qué es importante esta transición? Porque los fotones no pueden viajar libremente en un medio eléctricamente cargado, sino que interactúan a cada paso con los protones y electrones. En cambio, en un medio eléctricamente neutro los fotones pueden viajar distancias cósmicas sin interactuar con otras partículas. Por consiguiente, los mismos fotones que vagaban por el Universo en el momento en que la temperatura bajó de 3.000 K han viajado desde entonces libremente, y forman un fondo que podemos detectar en todas las direcciones.

¿Qué características tiene hoy este fondo? La temperatura alcanzó los 3.000 K cuando el Universo tenía 380.000 años de edad, y era mil millones de veces más denso que hoy.¹⁰ La escala física asociada a la expansión del Universo¹¹ era aproximadamente 1/1000 de la actual, y como la

temperatura cae en la misma proporción, el fondo de fotones debería corresponder hoy a una temperatura aproximada de 3 K, es decir, debería observarse en el rango de las microondas.¹² De hecho, como veremos cuando estudiemos las pruebas observacionales del Big Bang, la detección de este fondo (conocido como *fondo cósmico de microondas*) representa una de las bases principales del modelo.

Materia

Una vez transcurridas las primeras fases de la expansión del Universo, desde la primera fracción de segundo hasta los 380.000 años de edad, nos encontramos con un Universo compuesto por mil millones de fotones por cada electrón y protón un 75 % de la masa observada en forma de hidrógeno neutro y un 25 % en forma de helio. El resto de átomos ligeros (el deuterio y el tritio, que son los dos isótopos pesados del hidrógeno; y también el litio y el berilio) representan una fracción mínima de la masa, del orden de 0,01 %, mientras que los átomos más pesados (todos los demás átomos de la tabla periódica) están totalmente ausentes. Éstos no se formarán hasta que las estrellas masivas de la primera generación los «cocinen» en su interior y los devuelvan al espacio cuando exploten como supernovas.

A partir de este momento la gravedad se impone como la fuerza que regirá la evolución del Cosmos durante los próximos 13.800 Ma. La temperatura del Universo es ya tan baja que no podrán tener lugar cambios en la materia a nivel atómico, y mucho menos a nivel nuclear, salvo en entornos muy particulares como pueden ser los núcleos de las estrellas, las violentas explosiones de supernovas, o las reacciones nucleares que gestionen posibles civilizaciones avanzadas en planetas donde la vida logre evolucionar en el futuro.

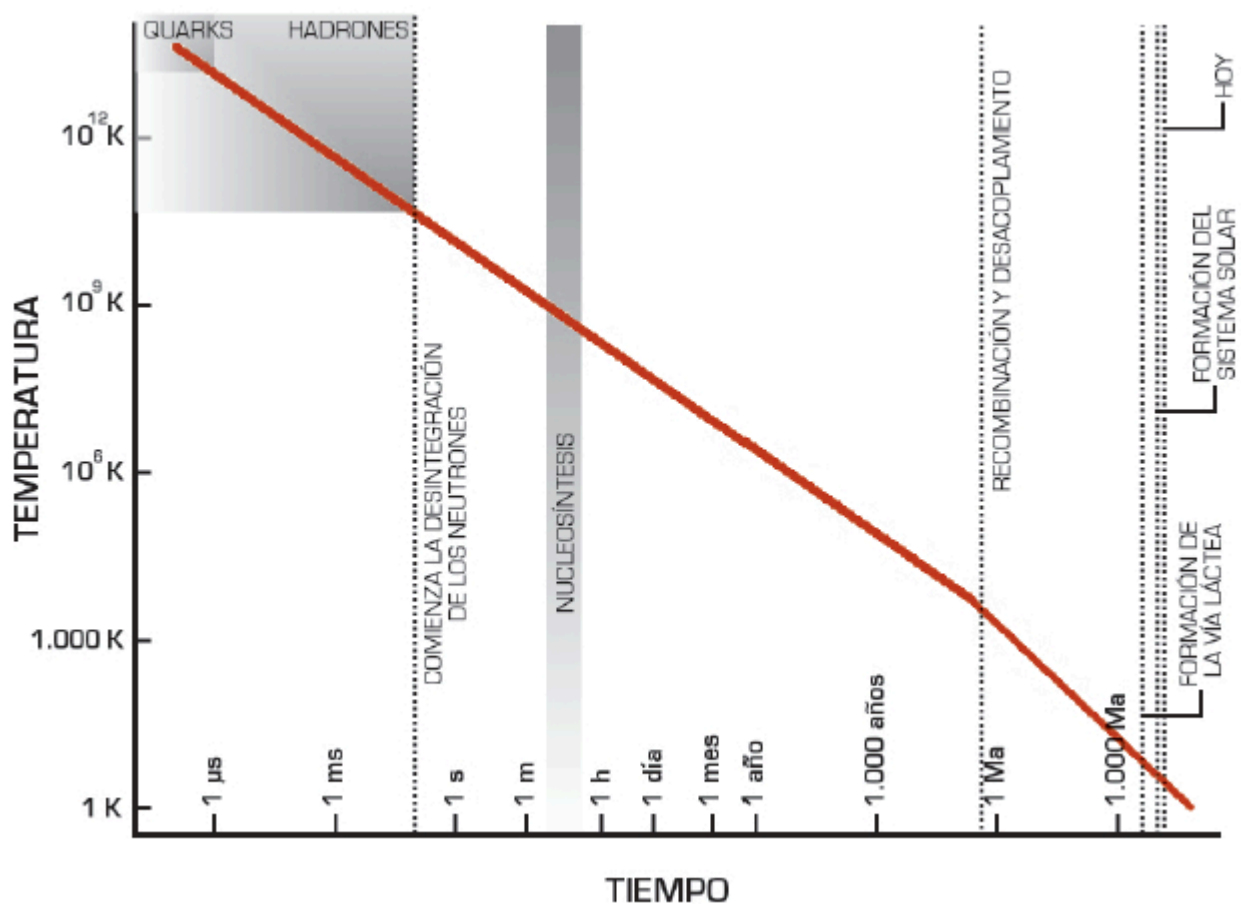


FIGURA 1.2. La línea roja marca la evolución de la temperatura del Universo desde que tenía menos de una millonésima de segundo de edad, época en la que sólo había quarks, leptones y radiación, hasta nuestros días. Los principales eventos que aparecen en el texto se marcan como líneas verticales en esta Figura. Fuente: El autor, a partir de los datos presentados en el libro.

Pruebas observacionales

El modelo del origen del Universo que conocemos como Gran Explosión ha pasado en menos de 100 años de ser una creación casi puramente intelectual a constituir uno de los modelos básicos que los físicos tienen para entender todo lo que observan a su alrededor. Se basa de modo directo en las principales teorías físicas y matemáticas modernas: la teoría de la relatividad especial y general, la física cuántica y, por supuesto, las teorías de partículas elementales y sus interacciones. A pesar de que, como hemos comentado en el primer capítulo, la relatividad y la física cuántica mantienen aún zonas de fricción donde no se ha conseguido unificarlas o tan siquiera hacerlas compatibles, la mayoría de los físicos creen que mediante la observación de los fenómenos cósmicos asociados a las más altas energías (los agujeros negros y el propio Big Bang) será posible, en algún momento, encontrar su punto de unión.

Esta teoría sobre el origen del Universo ha sufrido diversos contratiempos desde el punto de vista de su aceptación por parte de la comunidad científica y de la sociedad. Mientras que para los científicos cualquier problema ya ha sido más que superado, para el resto de la ciudadanía siguen apareciendo tensiones, que se manifiestan casi cada vez que se tratan estos temas. Cabe señalar aquí tres de las causas más habituales de estas tensiones.

En primer lugar aparece el propio nombre de la teoría, propuesto por el astrónomo inglés Fred Hoyle, creador de una teoría de *Estado Estacionario* para el Universo en la que no había lugar para un instante inicial. En su modelo la expansión del Universo se hacía compatible con una densidad constante en el tiempo gracias a la creación continua de materia, al ritmo aproximado de un átomo de hidrógeno por metro cúbico de espacio cada mil millones de años. Para muchos físicos de la época esta necesidad de creación de materia a partir de la nada era menos exótica o difícil de encajar que la necesidad de incluir un momento de creación en el Universo. Además, la teoría del Estado Estacionario conservaba lo que se llamaba el *principio cosmológico perfecto*, que exige que las propiedades del Universo en su conjunto sean homogéneas no sólo espacialmente, sino también en el tiempo. Hoyle consideraba la necesidad de un momento de origen o creación del Universo como un error imperdonable del modelo, y acuñó el nombre de Big Bang para referirse a la teoría de modo despectivo. Posteriormente, como veremos, la teoría de Hoyle fue abandonada por la comunidad científica, sobre todo debido a las pruebas observacionales que demostraban que, realmente, el principio cosmológico perfecto no se cumple,¹ y a la imposibilidad de explicar el fondo cósmico de microondas. Pero, curiosamente, el nombre inicialmente despectivo cuajó y se sigue usando de modo generalizado.

En segundo lugar, suele utilizarse para disminuir la credibilidad del modelo estándar del Big Bang su propio estatus de «modelo». Existe una tendencia general a considerar, en el lenguaje de la calle, que hay una cierta graduación en la fiabilidad de las teorías y modelos en función del nombre que se les asigna. Así, un «principio» o una «ley» serían certezas científicas prácticamente absolutas, una «teoría» tendría una fiabilidad moderada, y un «modelo» sería poco más que un experimento mental o un juego académico. De esta forma, los proponentes de ideas alternativas afirman que «el modelo del Big Bang es sólo un modelo», o que «la teoría de la Evolución de Darwin es sólo una teoría», mientras que casi nadie osa oponerse al «Primer Principio de la Termodinámica» o a «la Ley de la Gravitación Universal». En realidad, dentro del método científico no existe esa separación y, como veremos, el «modelo» de la Gran Explosión está perfectamente establecido dentro de la física moderna, sin que ningún otro modelo o teoría pueda en la actualidad competir con él en términos de su capacidad para explicar el Universo actual y su pasado. Como comentaremos en la segunda sección de este libro, lo mismo ocurre con la evolución por selección natural.

Finalmente, y de modo absolutamente colateral, podemos citar las implicaciones religiosas que se pueden buscar en el modelo. Curiosamente, para muchos miembros de las religiones dominantes en Occidente (básicamente las judeocristianas), un modelo que presenta el Universo como

proveniente de un origen en un instante concreto del tiempo permite identificar tal momento como el de la «Creación», lo que resulta en cierto modo agradable a su visión. Así, uno de los padres del modelo, el belga Georges Lemaître, era sacerdote jesuita. Propuso un modelo de un Universo en expansión (que él llamó *huevo cósmico* o *átomo primordial*) dos años antes de que Edwin Hubble anunciara sus resultados, y lo dotó de una estructura matemática sólida basada en la relatividad de Einstein.² Las autoridades católicas vieron siempre con buenos ojos este tipo de modelos, una apreciación que se mantiene en la actualidad.³ Por contra, y como es bien sabido, algunas confesiones cristianas particularmente poderosas en Estados Unidos mantienen posiciones creacionistas, que incluyen desde la negación absoluta de cualquier postulado que pueda contradecir el proceso de la creación tal y como aparece en el Génesis, hasta teorías más elaboradas pero con el mismo contenido en el fondo (como el llamado *diseño inteligente*), que exigen la presencia activa de un ente creador.

A pesar de estas cuestiones, como hemos dicho, existen múltiples pruebas científicas provenientes de diferentes ámbitos que permiten afirmar que el modelo del Big Bang es la mejor herramienta con la que podemos entender el origen del Universo. Vamos a estudiarlas en detalle a lo largo de este capítulo.

La expansión

El primer pilar observacional sobre el que se basa el modelo de la Gran Explosión es la expansión del Universo. Desde hace casi un siglo los astrónomos han observado que el Universo no está en reposo, sino que las galaxias parecen alejarse unas de otras, y además lo hacen de manera que las más lejanas parecen también escaparse a mayor velocidad. Ésta es una observación en principio fácil de realizar, pues sólo implica medir distancias y velocidades radiales de los distintos objetos que vemos en la esfera celeste. No obstante hay muchas dificultades incluidas en esta «sencilla» medida.

En primer lugar, prácticamente todos los objetos que podemos ver en el cielo a simple vista forman parte de nuestra propia galaxia, la Vía Láctea. Como están ligados gravitatoriamente a nuestro propio sistema, su movimiento no nos dice nada acerca de la dinámica global del Universo. Hay que mirar con un telescopio para poder empezar a ver objetos que están fuera de nuestra galaxia (en su inmensa mayoría, otras galaxias similares a la nuestra) y nos permiten de verdad sondear los movimientos cósmicos. En segundo lugar, es necesario determinar la velocidad con la que un objeto se mueve respecto a nosotros. Por fortuna, el efecto Doppler (al principio) y el modelo cosmológico del Universo (después) nos han permitido, de modo relativamente sencillo, estimar la velocidad radial de cualquier objeto a partir de datos espectroscópicos, tal y como comentaremos en el próximo apartado. Finalmente, y contra lo que podría parecer intuitivo, la medida más difícil de obtener para un cuerpo celeste es la distancia a la que se encuentra de nosotros. Aún hoy muchas de estas medidas son aproximadas y, en el caso de los objetos a distancias más lejanas, muy fuertemente dependientes del modelo de Universo que elijamos para trabajar e interpretar los datos.

Este capítulo se dedica a explicar cómo las observaciones nos han permitido pasar, en apenas cien años, de un Universo del que no conocíamos ni su tamaño, ni su pasado, ni su evolución, a un modelo dinámico que creemos que explica todo lo que podemos observar.

En 1929 Edwin Hubble estaba utilizando el telescopio más grande de su época (el telescopio Hooker de 100 pulgadas de Monte Wilson, California) para observar con detalle las galaxias más cercanas a la nuestra. Sólo tres años antes el mismo Hubble, con la colaboración de Milton Humason,⁴ había demostrado de modo inequívoco que muchas de las nubes aparentemente gaseosas que los astrónomos habían observado en el cielo desde hacía más de cien años eran en realidad galaxias similares a la nuestra. Cada una de ellas podía contener centenares de miles de millones de estrellas. Algunas de éstas pertenecían a un tipo peculiar de estrellas variables, llamadas *cefeidas*. Henrietta Swan Leavitt,⁵ del Observatorio de Harvard, había descubierto que para estas estrellas se cumplía una ley matemática que ligaba su período de variabilidad (el lapso de tiempo entre dos máximos o mínimos consecutivos de brillo) y su luminosidad intrínseca. De este modo, midiendo el período a través de observaciones continuadas durante varias semanas o meses, se podía conocer cuál era la magnitud absoluta de la estrella. Y, conocida ésta y su magnitud

aparente,⁶ se podía deducir de modo inmediato la distancia a la que se hallaba esta estrella, utilizando la ley del cuadrado inverso de las distancias.

Hubble medía además el espectro visible de cada una de las galaxias que estaba analizando. En el espectro de una galaxia es posible identificar líneas de emisión o de absorción correspondientes a átomos o iones concretos. Por ejemplo, las series de líneas espectrales que caracterizan al hidrógeno son prácticamente ubicuas, por ser éste el átomo más abundante en el Universo.⁷ Otras líneas fácilmente detectables en los espectros de las estrellas y galaxias son, por ejemplo, las de carbono, oxígeno o calcio. Evidentemente, uno de los principales factores que intervienen en la intensidad de una línea de absorción o emisión espectrales es la abundancia del átomo responsable de ella (lo que permite usar las líneas espectrales para medir abundancias de los diferentes elementos), pero también son importantes parámetros como la temperatura o la densidad del medio en que se producen. Gracias a ello es posible estudiar detalles complejos acerca del estado físico del material en objetos a distancias cósmicas.

Todos hemos notado, quizás sin saberlo, el efecto Doppler. Éste es el efecto que hace que el sonido de una ambulancia o un coche que se acerca a nosotros parezca tener un tono más agudo que cuando se aleja. Es debido a que los picos y los valles de las ondas sonoras se «agolpan» o «comprimen» cuando el emisor se mueve hacia el receptor, y se «separan» cuando el emisor se mueve en sentido contrario. En el caso del sonido, este agolpamiento de las ondas se traduce en un aumento de frecuencia y éste, a su vez, en un tono más agudo. En el caso de la luz, totalmente análogo, el efecto hace que la luz de fuentes que se acercan a nosotros vire hacia el azul, y la de las fuentes que se alejan vire hacia el rojo. Es el famoso *corrimiento al rojo* (en inglés, *redshift*) debido en principio al efecto Doppler.⁸ Se mide el valor de este corrimiento comparando la longitud de onda observada para una línea espectral concreta en un objeto (λ_{obs}) con la longitud de onda correspondiente en un laboratorio en reposo (λ_{lab}). En el caso de la cosmología es habitual parametrizar esta diferencia con el valor de z , según la fórmula $z = (\lambda_{\text{obs}} / \lambda_{\text{lab}}) - 1$. El valor de $z = 0$ corresponde a un corrimiento al rojo nulo, es decir, a un objeto en reposo. Valores negativos de z corresponderían a corrimientos hacia el azul, que no se observan prácticamente en ninguna galaxia.

Para convertir la diferencia de longitud de onda o el valor del parámetro z a una velocidad se usa, en el caso clásico del efecto Doppler, la fórmula $v = cz = c [(\lambda_{\text{obs}} / \lambda_{\text{lab}}) - 1]$, donde c es el valor de la velocidad de propagación de la luz en el vacío, aproximadamente 300.000 km/s. En realidad podemos ver que esta fórmula, aunque correcta para pequeños valores de z , no es aplicable al caso general de la cosmología, pues nos daría velocidades mayores que la de la luz para valores de corrimiento al rojo $z > 1$. En primer lugar hay que tener en cuenta que debe realizarse una corrección relativista, pero incluso contando con ella la ecuación no sería estrictamente correcta: el corrimiento al rojo cosmológico no es en realidad un efecto Doppler, sino que se debe a la propia expansión del Universo. Aunque en distancias cortas se comporte de igual modo y pueda entenderse fácilmente, cuando se busca entender la expansión global del Universo no debe interpretarse directamente como un efecto Doppler.

Medidas precisas de ambas longitudes de onda permiten determinar de modo muy riguroso la velocidad del objeto con respecto al observador. Hoy en día se consiguen precisiones del orden de 1 m/s al medir la velocidad de estrellas de la Vía Láctea que se encuentran a centenares de años-luz de nosotros, o del orden de 1 km/s en objetos a distancias cósmicas de miles de millones de años-luz.

El pionero en la medida de velocidades de objetos extragalácticos fue Vesto Slipher, que ya en 1912 utilizó el telescopio Alvan Clark del Observatorio Lowell, en Flagstaff (Arizona), para medir la velocidad con la que la nebulosa de Andrómeda se acercaba a nosotros. Posteriormente presentó medidas de velocidad de otras 12 nebulosas,⁹ y observó que la mayor parte de ellas se alejaban de nosotros. Completando estas observaciones con las suyas y las de su colaborador Humason, Hubble comprobó que la mayor parte de las galaxias cuya velocidad podía medir se alejaban, con poquísimas excepciones. Una de ellas es la propia Andrómeda, la única galaxia comparable en tamaño a la Vía Láctea en nuestro vecindario cósmico, a la que se acerca por virtud de su mutua atracción gravitatoria. Al combinar las medidas de velocidad espectrales y las medidas fotométricas de distancia basadas en estrellas cefeidas, Hubble observó además una curiosa correlación: las galaxias más lejanas se alejaban a mayor velocidad, con una relación aproximadamente lineal entre las dos cantidades. Hubble expresó esta relación lineal utilizando la fórmula que aún usamos hoy en

día: $v = H \cdot d$, donde la velocidad v y la distancia a nosotros d se encuentran ligadas por una constante que hoy conocemos como *constante de Hubble*, H . El propio Hubble, con sus primeras observaciones, estimó el valor de H como cercano a 500 km/s/Mpc, es decir: una galaxia que se encuentre a un megaparsec de distancia a nosotros (aproximadamente 3,3 millones de años-luz)¹⁰ se alejaría de nosotros a una velocidad de 500 kilómetros por segundo. La fórmula nos dice que hay una proporcionalidad directa, es decir, una galaxia que se encontrase a 10 Mpc se alejaría a 5.000 km/s (diez veces más rápido) y así sucesivamente.

Como veremos pronto, algunos detalles relacionados con la Ley de Hubble han cambiado (la constante no es tal en realidad, y su valor numérico actual es muy diferente del que calculó Hubble), pero su validez ha sido comprobada hasta distancias y velocidades miles de veces más grandes que las observadas por Hubble en sus medidas pioneras.

Puede resultar tentador pensar que el hecho de que todas las galaxias se alejen de nosotros indica que ocupamos, de alguna manera, un centro o un lugar privilegiado en el Universo. No obstante, también podemos interpretar esta observación de otro modo. Si todo el Universo se expandiera al mismo ritmo, de modo que las distancias entre cualquier par de puntos crecieran de modo proporcional, cualquier observador podría considerarse a sí mismo en «el centro», y vería cómo todo el resto del Universo se alejaría de él. De hecho, una expansión lineal, constante y homogénea de todo el Universo daría lugar exactamente a una ley observada igual a la Ley de Hubble, en la que el único parámetro ajustable sería el valor de la constante H .

Ésta es, precisamente, la interpretación que Hubble dio a sus observaciones. Desde pocos años antes una serie de físicos como los ya citados Lemaître y Friedman, el americano Howard Robertson o el inglés Arthur Walker, se habían basado en las ecuaciones de la teoría de la relatividad para encontrar una solución que podría representar un Universo homogéneo y en expansión. De hecho, Lemaître había hecho ya cálculos detallados incluso antes de conocer los resultados de Hubble. Fue el origen de la cosmología física tal y como hoy la entendemos, y extendió el principio copernicano (que afirma que la Tierra y el Sol no ocupan un lugar especial en el Universo) para incluir también a la propia Vía Láctea.

Llegados a este punto debemos frenar el avance de nuestro relato para hacer una digresión histórica y presentar uno de los parámetros clave de la cosmología moderna: la constante cosmológica, propuesta (y retirada) por Albert Einstein hace ya casi 100 años. El propio Einstein había calculado ya algunas soluciones de sus ecuaciones, tal y como se deducían del modelo de Universo extraído de las fórmulas de la teoría de la relatividad general. Cuando realizó estos cálculos, en 1920, se pensaba que «el Universo» se reducía al conjunto de estrellas y nubes de gas de nuestra propia galaxia, y que éste era estacionario. El problema principal de este tipo de Universo, como Einstein entendió inmediatamente, es su inestabilidad. Ante la única fuerza de la gravedad,¹¹ que es siempre atractiva, un Universo que contenga materia debe siempre colapsar bajo su propio peso a largo plazo. Incluso si en las condiciones iniciales se intentara disponer la materia en un modo absolutamente homogéneo (lo que no ocurre en realidad, como podemos comprobar con sólo mirar al cielo nocturno), esta disposición sería altamente inestable, y colapsaría como un castillo de naipes en cuanto sufriera una mínima perturbación.

¿Cómo escapó Einstein de este colapso en su modelo? Al igual que muchos otros físicos antes y después que él, Einstein decidió postular la existencia de un «ente», aún no descubierto, de extrañas propiedades, pero que resolvía el problema que su modelo sufría. En este caso añadió un nuevo término a sus ecuaciones, con la forma de una «gravedad negativa» que afectaba por igual a todo el espacio, y que tenía exactamente el valor necesario para contrarrestar la acción atractiva de la materia del Universo. Este ente se representaba en las ecuaciones como una constante, que Einstein llamó Λ (la letra griega lambda mayúscula). De este modo «escondió bajo la alfombra» el problema del colapso potencial del Universo, al precio de incluir en su modelo una constante cosmológica sin otra evidencia de su existencia.

Posiblemente el lector haya oído alguna vez que Einstein se refirió a la inclusión de esta constante cosmológica como «el mayor patinazo de mi carrera». Así es, aunque muchas veces se asume que el físico germano-americano¹² dijo esto por considerarlo un simple error matemático. La realidad es un poco más interesante. Einstein podría haberse dado cuenta de que una extraña «fuerza antigravitatoria» no es la única causa física que puede evitar el colapso de un sistema bajo

su propio peso. Otra posibilidad, quizás más difícil de visualizar a priori, pero mucho más fácil de gestionar desde el punto de vista físico y matemático, es dotar al sistema de una velocidad inicial. Pongamos un símil: si soltamos una piedra a la altura de nuestro hombro, sin duda la veremos caer hacia el suelo. Es la acción de la gravedad, y es inevitable. ¿Qué podríamos hacer para que la piedra no cayera hacia abajo inmediatamente cuando la soltamos? Una solución sería postular un extraño campo antigravitatorio que la mantenga en su lugar... pero otra, mucho más práctica, sería simplemente lanzarla hacia arriba. Por supuesto, dependiendo de la velocidad con la que la lancemos, antes o después se frenará y volverá a caer hacia el suelo (o no, si alcanzamos la que se conoce como velocidad de escape).¹³

Análogamente, si asumimos que las galaxias en el Universo se están alejando entre sí, no necesitaremos acudir a un «campo antigravitatorio» para explicar que no estén cayendo unas sobre las otras. Quizás en el futuro la expansión se frene por acción de la gravedad y el Universo inicie un proceso de colapso, o quizás no: esto depende exclusivamente de la relación entre la velocidad de alejamiento media (la constante de Hubble) y el contenido material del Universo, del que depende la intensidad de la gravedad total. Por supuesto, esta idea representa también en cierto modo una forma de «esconder el problema bajo la alfombra», ya que necesitamos acudir a alguna causa inicial que dotara de esa velocidad a las galaxias. Pero tiene la ventaja de no requerir un ente desconocido en la receta para entender el Universo.

Éste fue el «gran patinazo» de Einstein. Cuando Hubble descubrió que el Universo estaba realmente en expansión, y no en un estado estacionario, Einstein y sus contemporáneos se dieron cuenta de que no se necesitaba para nada la constante cosmológica: no era necesario mantener artificialmente el equilibrio gravitatorio en el Cosmos por la simple razón de que el Cosmos no estaba en equilibrio. Albert Einstein se dio cuenta entonces de que podía haber considerado esta posibilidad a priori. Pudo postular, en 1920, que las galaxias se alejaran unas de otras como modo de evitar el colapso, en vez de acudir a la constante cosmológica. De haberlo hecho habría *predicho*, con 10 años de anticipación, el descubrimiento de la expansión del Universo, basándose exclusivamente en su teoría de la relatividad, sus cálculos y la lógica de la naturaleza.

Hay muchas intuiciones de Einstein que le han convertido, muy posiblemente, en el físico más genial de la era moderna, y ciertamente el más reconocido por la sociedad. De haber sido capaz de predecir, exclusivamente a partir de sus fórmulas y en contra de las observaciones y los prejuicios de todos los astrónomos de la época, la expansión del Universo, la figura de Einstein sería sin duda mucho más grande de lo que ya es hoy.

Pero, como veremos en un próximo capítulo, la constante cosmológica de Einstein volvió a la primera línea de la cosmología observacional setenta años después de que fuera abandonada... y con una fuerza muy superior a la inicial.

Retornemos al relato de la expansión. Ésta, tal y como está incluida en el modelo de la Gran Explosión, ha ido variando sustancialmente de forma con el tiempo. La imagen más sencilla de las galaxias alejándose unas de otras por el espacio no es correcta, ya que el modelo requiere que el propio espacio (de hecho, el espacio-tiempo en su conjunto) apareciera de golpe en el momento inicial del Universo. Pensar de este modo elimina uno de los problemas básicos que plantean los que se acercan a la cosmología por primera vez: «si realmente hubo una explosión, ¿dónde ocurrió?». En realidad es todo el Universo el que aparece al mismo tiempo en el Big Bang.

Además no es necesario pensar en la totalidad del Universo concentrada en un solo punto, como se suele hacer. Es cierto que si tomamos todo el Universo que vemos a nuestro alrededor y «damos marcha atrás» a la máquina del tiempo, veremos cómo al rebobinar la historia la enorme esfera que nos rodea y que representa nuestro Universo observable se va reduciendo de radio y acaba quedando, en el instante cero, reducida a un solo punto. Pero ese punto es sólo la semilla de nuestro pedazo de Universo: no hay nada que impida que un centímetro o un metro a la derecha, arriba o abajo de ese punto haya otro que comience la expansión al mismo tiempo.¹⁴ De hecho, muchas cosas se entienden mejor si consideramos que, incluso en el instante inicial de la propia Gran Explosión, el Universo *ya era infinito* en extensión. A partir de ese universo infinito, cada punto comienza a expandirse y ve cómo todo a su alrededor se expande igualmente.

La constante de Hubble, que representa la tasa de expansión del Universo, es una constante un tanto peculiar. Su «constancia» se refiere a que tiene el mismo valor en todo el Universo, es decir,

éste se expande de modo homogéneo. Pero no es constante en el tiempo. Las propiedades del Universo (básicamente, su contenido de materia y energía) son las que marcan en cada momento cómo evoluciona su dinámica, y, en particular, la velocidad de la expansión. De modo exactamente análogo al caso ya comentado anteriormente en que lanzamos un objeto hacia arriba desde la superficie de la Tierra, en el Universo aparecen, en principio, dos magnitudes que deciden cuál ha sido y cuál será su evolución: la velocidad de expansión en cada momento y la densidad de materia-energía que contiene. En principio, si conociéramos ambas con precisión podríamos desvelar toda la historia del Universo, en particular su edad y su destino final.

Así, un Universo que se expandiera a una velocidad relativamente lenta y que contuviera una gran densidad de materia y energía se vería frenado relativamente pronto (en escalas cósmicas), iniciaría un proceso de retorno, y acabaría por colapsar de nuevo totalmente en un futuro relativamente cercano. Por contra, un Cosmos que se expandiera a gran velocidad y que contuviera poca materia y energía podría continuar expandiéndose para siempre, ya que la densidad sería cada vez menor (por el crecimiento del volumen) y con ello el freno de la gravedad iría perdiendo intensidad. Mirando hacia atrás veríamos que el Universo del primer ejemplo sería necesariamente muy joven (de no serlo, ya habría pasado por el proceso de frenado), mientras que el del segundo caso podría tener una edad enorme ya que, de hecho, su estado no va a cambiar mucho con el paso del tiempo.

En cualquiera de estos casos notamos que la expansión del Universo no se produce, en absoluto, de un modo constante. La velocidad de expansión es característica del momento en el que estamos (en principio) debe haber sido más rápida en el pasado y será más lenta en el futuro, por la acción de la gravedad, siempre atractiva y opuesta a la expansión. Por eso la constante de Hubble que se mide ahora se representa por la letra H_0 , donde el subíndice «0» se utiliza para indicar que ése es su valor *a fecha de hoy*. Para indicar su valor en cualquier otro momento del tiempo, se utiliza $H(t)$.

Hubble estimó en 1929 que el valor de la constante que definía la expansión era de aproximadamente 500 km/s/Mpc. Pocos años después Allan Sandage observó que no todas las estrellas variables cefeidas cumplían la misma regla en su relación entre período y luminosidad absoluta. Había en realidad dos poblaciones diferentes, que tenían comportamientos muy distintos. Hubble había utilizado una relación equivocada y había sobrestimado el valor de la constante por un factor 5. Desde mediados del siglo xx se puede decir que hubo dos escuelas diferentes: una estimaba el valor de la constante de Hubble en números cercanos a 100 km/s/Mpc, y otra en valores más próximos a 50 km/s/Mpc. Recientemente el equipo responsable del satélite europeo Planck¹⁵ ha combinado sus propios datos con medidas provenientes de observaciones de otros equipos muy diferentes e independientes (propiedades de agrupamiento de galaxias, fondo cósmico de microondas, supernovas de tipo Ia a distancias cósmicas, y la observación de las tradicionales cefeidas) y ha llegado a una determinación del valor de la constante de Hubble $H_0 = 67$ km/s/Mpc con una incertidumbre aproximada de ± 1 km/s/Mpc. Cabe señalar, no obstante, que otros equipos¹⁶ han obtenido valores que, aunque parecidos, están ligeramente en conflicto con la incertidumbre determinada por el equipo de Planck. Ello nos indica que el margen de incertidumbre de las medidas de la constante de Hubble es probablemente mayor que el que se deriva de las consideraciones estadísticas tomadas en cuenta por los astrónomos de los diversos grupos.

Cerca del final del siglo xx la cosmología observacional sufrió una crisis casi sin precedentes, cuyas consecuencias podemos decir que «padeceremos» durante mucho tiempo. El intento de medir la tasa de expansión del Universo utilizando objetos cada vez más lejanos (y por tanto, medir la velocidad de la expansión en el pasado) resultó en unos valores absolutamente inesperados. Muchas de las cuestiones que hemos explicado hasta ahora tuvieron que ser revisadas de modo radical. Como ocurre en tantas ocasiones en la ciencia, nuevos descubrimientos exigieron un cambio de paradigma y llevaron a un avance en direcciones impredecibles. El análisis de esas observaciones será el destino de uno de los próximos capítulos

La química

El segundo de los pilares observacionales en los que se basa el modelo de la Gran Explosión es la

observación de cuál es la composición química del Universo. En 1835 el filósofo francés Auguste Comte, en su obra *Curso de filosofía positiva*, escribió una famosa predicción: «En lo que se refiere a las estrellas, toda investigación que no sea reducible en último lugar a lo puramente visual [...] nos está vedada. Aunque podemos concebir la posibilidad de estudiar sus formas, sus tamaños o sus movimientos, nunca seremos capaces en ningún modo de estudiar su composición química o su estructura mineralógica [...] Nuestro conocimiento referente a sus envolturas gaseosas se limita necesariamente a su existencia, tamaño [...] o índice de refracción. Considero cualquier noción referente a la verdadera temperatura de las estrellas prohibida para nosotros para siempre».

Esta predicción se demostraría rápidamente como una de las más erróneas de la filosofía y la epistemología. Ya en 1802 el químico inglés William Hyde Wollaston había observado líneas oscuras en el espectro de colores que resultaba al hacer pasar la luz solar por un prisma. En 1814 el cristalero y óptico alemán Joseph Fraunhofer había diseñado el primer espectrógrafo funcional, y con él observó la presencia de líneas brillantes y oscuras en los espectros de diferentes sustancias, clasificando hasta 574 de ellas en el espectro de la luz solar. Finalmente, en 1859 los científicos alemanes Gustav Kirchhoff y Robert Bunsen descubrieron que el origen de todas esas líneas eran los diferentes elementos químicos presentes en el cuerpo emisor o en el gas que la luz atravesaba hasta llegar al espectrógrafo, y comenzaron la tarea de caracterizar cada una de ellas asociándolas a sus átomos de origen. Este trabajo les permitió, por ejemplo, identificar 16 diferentes elementos en el espectro del Sol.

Así, apenas 25 años después de la predicción de Comte, el químico y astrónomo inglés Warren de la Rue escribió: «Si hubiéramos de ir al Sol y traer muestras de él para analizarlas en nuestros laboratorios, no podríamos examinarlas con más detalle de lo que podemos conseguir con este nuevo método de análisis espectral». Toda una nueva técnica se abría para poder estudiar la composición química y las propiedades térmicas y dinámicas de los cuerpos celestes.

Hoy en día, observaciones de este tipo nos han permitido determinar que la inmensa mayoría de los átomos del Universo corresponden solamente a dos elementos. El más ligero de todos, el hidrógeno (compuesto exclusivamente por un protón en el núcleo y un electrón que se mueve a su alrededor) y el segundo más ligero, el helio (cuyo núcleo contiene dos protones y dos neutrones, y en cuya corteza externa se encuentran dos electrones). Cuando los astrónomos realizan un censo de toda la materia en el Universo encuentran que el 74 % de ella (en masa) es hidrógeno, mientras que el 24 % es helio. Todos los demás átomos, en conjunto, forman apenas un 2 % de la masa total del Cosmos.

Existen otros isótopos del hidrógeno: el deuterio o hidrógeno-2 contiene además un neutrón en el núcleo, y el tritio o hidrógeno-3 contiene dos neutrones. El deuterio es estable en la naturaleza, aunque se destruye con gran facilidad en el interior de las estrellas. La proporción cósmica de deuterio es aproximadamente de 26 átomos de deuterio por cada millón de átomos de hidrógeno. El tritio, por su parte, es altamente inestable y sus átomos se desintegran con un período de vida media de 12,3 años. También el helio tiene varios isótopos, pero sólo el helio-3 (dos protones y un neutrón en el núcleo) y el helio-4 son estables. El resto se desintegran de modo casi instantáneo, con vidas medias que van de menos de un segundo (helio-6) a menos de una trillonésima de segundo (helio-5).

Los astrónomos llaman *metales* a todos los elementos de la tabla periódica diferentes al hidrógeno y helio (para horror de los químicos, para los que la palabra *metal* tiene un significado muy bien definido que coincide con el uso habitual). El motivo, como veremos a lo largo de este apartado, es que los dos elementos más ligeros se consideran *primordiales*, es decir, fueron formados en las etapas más tempranas del Universo. El resto de los elementos, en cambio, tuvieron un origen diferente.

Desde los trabajos pioneros de Marie y Pierre Curie y otros físicos a principios del siglo xx se conoce que el núcleo atómico puede ser un lugar tremendamente dinámico. Todos los átomos contienen una cierta cantidad de partículas en sus núcleos, que en general llamamos nucleones. Un número que habitualmente es algo menor de la mitad de esas partículas son protones (partículas positivas) mientras que el resto son neutrones (partículas neutras). La fuerza nuclear, que une a todos los nucleones y es intensa pero de muy corto alcance, consigue imponerse a la repulsión entre los protones y mantiene unido el núcleo.

No obstante, en ocasiones, en los núcleos más pesados la configuración es inestable y el núcleo se rompe. A veces un núcleo muy grande se desestabiliza pero consigue conservar casi toda su masa. En estos casos puede emitir un electrón, un nucleón, o una partícula alfa (un núcleo de helio), además de otras partículas de menor masa o energía, como por ejemplo neutrinos. A este proceso lo llamamos *desintegración* y produce como resultado observable que el átomo original se convierte en otro cercano a él en la tabla periódica. En otros casos el núcleo se rompe en dos partes comparables, generando dos átomos de masa intermedia. Hablamos entonces de una reacción de *fisión nuclear*, un proceso que ocurre en la naturaleza tal y como descubrieron los físicos en los albores del siglo xx.

A veces la reacción de fisión no ocurre de modo natural, sino que puede ser inducida. Por ejemplo, un núcleo que en principio es estable puede absorber un neutrón o una partícula alfa emitidos por otra reacción, y volverse inestable. Puede ocurrir que se rompa y produzca a su vez varios neutrones o partículas alfa que puedan también afectar a otros núcleos cercanos. Se produce entonces una *reacción en cadena* que, en caso de que el número de neutrones aumente de modo exponencial, puede descontrolarse y provocar una explosión nuclear. Es importante señalar que esta reacción en cadena puede ocurrir espontáneamente, simplemente agrupando una cantidad suficiente de material fisiónable, la que se conoce como *masa crítica* del átomo o isótopo correspondiente.¹⁷

El motivo de que se pueda liberar energía en estas reacciones es, en todos los casos, que las partículas o núcleos resultantes tienen en total una energía menor que el núcleo inicial. Los sistemas físicos tienen una tendencia natural a caer hacia estados de menor energía, lo que provoca la reacción. Un parámetro extra que controla la reacción es la facilidad con la que ésta puede tener lugar: en algunos casos ocurre a gran velocidad y hablamos de elementos radiactivos de vida media muy corta, hasta de fracciones mínimas de segundo; en caso contrario un núcleo atómico puede tardar miles de años en romperse, y entonces hablamos de elementos radiactivos de vida media larga.

Curiosamente, para núcleos de baja masa se produce el efecto contrario al observado en núcleos pesados: al unir dos núcleos pequeños se genera un sistema de energía total menor que la suma de los dos núcleos originales. No obstante, para lograr esta unión es necesario vencer la fortísima repulsión eléctrica que sienten las cargas positivas de ambos núcleos. Sólo si conseguimos acercarlos hasta una distancia muy pequeña, comparable al propio tamaño de los núcleos, se hacen sentir las fuerzas nucleares entre los nucleones y se logra la unión en un núcleo estable. Es un proceso conocido como la *fusión nuclear*. Al realizar este proceso se libera energía porque la que resulta de la unión es en realidad mucho mayor que la necesaria inicialmente para acercar los núcleos. Es un caso similar al que ocurre al encender un fuego, ya que la leña no arde espontáneamente sino que necesita un aporte inicial: la energía de activación de la reacción (el calor proporcionado por una cerilla, por ejemplo). A pesar de ello, la energía neta que se genera al terminar la reacción supera con mucho a la proporcionada inicialmente al sistema.

Desde mediados del siglo xx se ha conseguido generar reacciones nucleares tanto de fusión como de fisión en laboratorios terrestres, y también en lugares mucho menos académicos. A finales de 1942 el equipo de Enrico Fermi, dentro de los trabajos del Proyecto Manhattan, consiguió la primera reacción nuclear de fisión controlada y automantenida. Es cuando menos curioso señalar que esta primera reacción no tuvo lugar en el desierto de Nuevo México, sino bajo las gradas de un estadio abandonado en Chicago. Por fortuna para los habitantes de la ciudad, los cálculos de Fermi que aseguraban que la reacción se mantendría sin desbocarse demostraron ser correctos. Menos de tres años después, en el verano de 1945, el Proyecto Manhattan alcanzó su objetivo, y provocó por primera vez una explosión nuclear; esta vez sí en Alamogordo, en el desierto de Nuevo México. La repercusión de estos experimentos en el final de la Segunda Guerra Mundial y la subsiguiente Guerra Fría es bien conocida.

Aunque la fisión nuclear, tras 70 años de explotación pacífica y/o bélica, puede considerarse desde el punto de vista técnico como algo bien entendido, no ocurre lo mismo con su hermana mayor, la fusión nuclear. Ya desde los primeros análisis de las reacciones de fusión atómica se entendió que las energías necesarias para iniciar una de estas reacciones son extremadamente altas. Por ejemplo, para acercar dos núcleos de hidrógeno (o lo que es lo mismo, dos protones) hasta una distancia que les permita sentir la atracción producida por la interacción nuclear fuerte es necesario aplicar una enorme cantidad de energía. Es cierto que la energía que se libera a continuación es

también inmensa, pero resulta extremadamente difícil desde el punto de vista técnico conseguir, al mismo tiempo y de forma equilibrada, aplicar la enorme energía inicial y contener o absorber la energía producida. De hecho, a fecha de hoy sólo se ha conseguido mantener bajo control una reacción nuclear de fusión en reactores experimentales durante fracciones de segundo y a muy bajos niveles de densidad de energía.

Por contraste, uno podría pensar en generar una reacción de fusión y simplemente olvidarse de controlarla. Éste fue el acercamiento al problema sugerido, entre otros, por el físico americano Edward Teller para continuar el Proyecto Manhattan y crear bombas de mucha mayor capacidad destructiva. De hecho, el diseño de la que se conoce como *Bomba de Hidrógeno* (o *Bomba H*) consiste básicamente en la explosión de una bomba de fisión que produce suficiente energía para arrancar una reacción de fusión de núcleos de hidrógeno,¹⁸ a la que se le permite proceder sin control. Los primeros ensayos de este tipo de arma se realizaron en 1952, y desde entonces se han convertido en la pieza más potente de los arsenales de las potencias nucleares.

¿Cuáles de estas reacciones nucleares ocurrieron durante las primeras fases de la historia del Universo? Éste era el problema que intentaba resolver en el año 1948 Ralph Alpher, entonces un estudiante en la Universidad George Washington (Washington, D.C.) y la Universidad Johns Hopkins (Baltimore), que presentó el trabajo correspondiente a su tesis doctoral dirigida por el físico americano de origen ruso-ucraniano George Gamow. A la hora de enviar el trabajo a una revista científica, Gamow, bien conocido por su peculiar humor, decidió que «no sería justo para el alfabeto griego» dejar a Alpher y Gamow como únicos firmantes, y decidió añadir como coautor a su amigo Hans Bethe, de la Universidad de Cornell. Así nació uno de los trabajos básicos de la cosmología del siglo xx, conocido como «el artículo $\alpha\beta\gamma$ ».¹⁹

En este artículo, resultado de las ideas de Gamow y los cuidadosos cálculos de Alpher, se demostraba que un Universo que hubiera pasado por una fase extremadamente caliente y densa necesariamente debía terminar con una composición química formada por el 75 % de hidrógeno y el 25 % de helio. Es importante señalar que esta proporción final es casi independiente del proceso exacto de enfriamiento y que el único límite a las condiciones iniciales es que fueran suficientemente extremas para que el estado inicial contuviera una mezcla en equilibrio de protones y neutrones.

Cálculos detallados que tienen en cuenta la energía en reposo del protón y el neutrón muestran que, en los primeros instantes en que la temperatura era suficientemente baja como para permitir la creación de núcleos complejos estables ($t \sim 0,1s$), la proporción de protones a neutrones era de 7 a 1. En esos primeros instantes las condiciones permitirían ya la supervivencia de núcleos de helio-4 (formados por dos protones y dos neutrones), pero éstos no podían aún empezar a formarse porque para llegar a ellos debían antes crearse núcleos más sencillos de deuterio, que están más débilmente ligados y no resistían las temperaturas de esa época.

Este *cuello de botella* inducido por la baja energía de ligadura del deuterio duró hasta que el Universo tenía aproximadamente 3 minutos de vida. En ese momento las muy frecuentes colisiones protón-neutrón comenzaron a crear núcleos de deuterio que ya podían sobrevivir. En esta situación, empezó a ser posible la reacción de núcleos de deuterio entre sí, o con otros protones y neutrones, que desemboca en la creación de helio-4 atravesando fases intermedias que incluyen la producción de núcleos de helio-3 y de tritio, trazas de los cuales persisten al final del proceso.

La presencia de helio-4 permite también nuevas reacciones que dan lugar a la producción de trazas de litio-7 (3 protones y 4 neutrones) y berilio-7 (4 protones y 3 neutrones) en muy pequeñas cantidades. Sin embargo, no existen núcleos atómicos estables que contengan 5 ni 8 nucleones y ello impide que la cadena de creación de núcleos pesados continúe. De hecho, el trabajo pionero de Alpher, Bethe y Gamow no tenía en cuenta este problema y estimaba que la cadena podía continuar ascendiendo a base de absorción de protones y/o neutrones para explicar las abundancias de los demás elementos que se observan en el Universo. Este error no invalida sin embargo la idea original y la explicación del valor correcto de las abundancias primordiales de hidrógeno y helio.

Esta *nucleosíntesis primordial* termina aproximadamente 17 minutos después de iniciarse, cuando el Universo cumple sus primeros 20 minutos de vida. En ese momento la receta con la que la historia puede proceder contiene solamente núcleos de hidrógeno y helio, electrones, neutrinos y fotones. Ciertamente no es suficiente para producir todo lo que observamos a nuestro alrededor: necesitamos algún nuevo actor que genere por ejemplo los átomos de hierro, silicio, oxígeno, aluminio, calcio, sodio, potasio y magnesio que son los principales ingredientes del planeta Tierra

en su conjunto, o los de carbono, oxígeno, nitrógeno, fósforo y azufre imprescindibles para el origen de la vida. Las estrellas fueron (y siguen siendo) responsables de este enriquecimiento. Como tantas veces se ha dicho, somos polvo de estrellas.

Para entender cómo las estrellas contribuyen a cambiar la composición química del Universo debemos remontarnos más de un siglo. Así encontraremos a William Thomson, posiblemente el único físico de la historia más conocido por su título nobiliario²⁰ que por su nombre real, que estudió en la segunda mitad del siglo XIX cuál era la fuente de energía que podía mantener el Sol activo. En aquella época los avances en geología y biología producidos, entre otros, por Charles Lyell y Charles R. Darwin (de los que se hablará extensamente en la segunda sección del libro), apuntaban a que tanto la Tierra como el Sol debían haber existido como mínimo durante decenas o centenares de millones de años. La fuente de energía más obvia para los científicos de la época, la combustión química, no podía haber mantenido el Sol activo de modo aproximadamente constante durante tal período de tiempo, ya que ni siquiera si toda la masa del Sol estuviera formada por el más puro de los combustibles químicos se podría generar tal cantidad de energía. La posibilidad de añadir nuevo combustible, por ejemplo a través de bombardeo de cometas o acreción de gas hacia la estrella, habría cambiado la masa del Sol y, con ello, las órbitas de los planetas en modos que serían detectables incluso con los medios de la época. Finalmente, la única otra fuente de energía que lord Kelvin pudo proponer fue la contracción del gas bajo su propia gravedad, que llevaría al calentamiento y la emisión de energía. Incluso así, no era posible pensar en mantener una estrella como el Sol en funcionamiento durante un período más largo que unas pocas decenas de millones de años. De hecho, Kelvin y sus seguidores mantuvieron largos debates con los biólogos de su tiempo, que sostenían las teorías evolucionistas, ya que los períodos de tiempo que requerían éstas eran mucho más largos que los que ofrecía la física de la época.

La fuente de energía que en realidad nutre el Sol y, por ende, la vida en la Tierra se descubrió en la primera mitad del siglo XX. En 1920 Arthur Eddington señaló la posibilidad de que la fusión nuclear protón-protón fuera el origen de la energía de las estrellas y George Gamow fue el primero en realizar cálculos precisos sobre ello en 1928. Como hemos visto anteriormente, las reacciones nucleares que ocurren en una bomba de hidrógeno y que esperamos que en un futuro puedan controlarse en un reactor de fusión se producen bajo unas condiciones de elevadísima presión y temperatura, que son precisamente las que se dan en el núcleo de una estrella. Dado que las estrellas tienen inicialmente la misma composición química que el resto del Universo (en números redondos su masa está compuesta por un 75 % de hidrógeno y un 25 % de helio, con mínimas trazas de otros elementos), una vez que se alcanzan las condiciones necesarias en sus núcleos podrán empezar a darse las mismas reacciones nucleares que ocurren en una bomba de hidrógeno, pero, en este caso, de modo estable y sostenido en el tiempo.

Hoy entendemos que el proceso de formación estelar comienza cuando una nube masiva de gas interestelar colapsa bajo la acción de su propia gravedad. Este colapso no es uniforme ni simétrico, sino que se concentra en diversas zonas, y ocurre de modo creciente: una ligera sobredensidad local comienza a atraer más y más materia, con lo que gana masa y atrae aún más materia de sus alrededores. Además, la materia que cae conserva su momento angular (es decir, su estado de giro con respecto al centro hacia el que cae) y provoca que en la zona central se forme un torbellino de material en rotación, de modo similar a lo que sucede al desaguar una bañera, en la que el agua está aparentemente en reposo y acabamos observando un remolino.

La combinación de atracción gravitatoria y rotación da lugar a un centro masivo, donde se genera la protoestrella, y a un disco de materia en rotación a su alrededor, que con el tiempo dará lugar a un sistema planetario. La concentración central continúa colapsando bajo la acción de la gravedad y las capas interiores se calientan al tiempo que su densidad aumenta. Este colapso continúa mientras no haya una fuerza que se oponga a la de la gravedad, y en el proceso aumentan tanto la temperatura como la densidad en el núcleo.

Cuando la temperatura alcanza aproximadamente 15 millones de grados pueden iniciarse los procesos de fusión protón-protón, tal y como ocurrió en las fases calientes de los primeros minutos del Universo. La energía que se genera de este modo permite mantener la presión suficiente para detener el proceso de colapso gravitatorio durante un tiempo. Durante estas fases iniciales de la vida de la estrella el hidrógeno del núcleo se va quemando para producir helio, que se va concentrando en la parte más interior del astro. Poco a poco la temperatura y la densidad del núcleo siguen aumentando, lo que permite iniciar otras cadenas de reacciones nucleares que

resumimos a continuación.

El *ciclo triple-alfa*, en el que tres núcleos de helio-4 se unen para formar un núcleo de carbono. Para ello deben primero unirse dos núcleos de helio y formar un paso intermedio, un núcleo de berilio-8. No obstante, este núcleo es inestable: ésta es precisamente la razón por la que tal reacción no se produce en el breve lapso de tiempo permitido por la nucleosíntesis primordial, y por tanto en ella no se genera ningún núcleo más pesado que el berilio. Sin embargo, en condiciones de densidad como las de los núcleos de estrellas masivas, que pueden mantenerse durante períodos muy prolongados de tiempo, puede producirse esta fusión que abre la puerta a la producción de núcleos pesados.

El *ciclo carbono-nitrógeno-oxígeno* (CNO), que se cree que domina en estrellas 1,3 veces más masivas que la masa del Sol, las cuales ya han sido parcialmente enriquecidas con metales. En realidad es una serie de ciclos de reacciones ligeramente diferentes, pero todas ellas tienen en común que se inician con un núcleo de carbono que absorbe sucesivamente cuatro protones, convirtiéndose en diferentes isótopos de nitrógeno, oxígeno, flúor o neón, para terminar emitiendo una partícula alfa (es decir, un núcleo de helio-4) y revertir de nuevo al átomo de carbono original.

El *proceso alfa*, llamado así porque parte desde el núcleo estable de carbono con 12 nucleones y va saltando de núcleo en núcleo por sucesivas absorciones de partículas alfa. La cadena incluye, paso a paso, los núcleos de carbono-12, oxígeno-16, neón-20, magnesio-24, silicio-28, azufre-32, argón-36, calcio-40, titanio-44, cromo-48, hierro-52, níquel-56 y zinc-60. La producción de este último consume energía en vez de liberarla, y por tanto sólo se produce en los momentos finales del colapso estelar.

En el caso de estrellas muy masivas, la presión y la temperatura en su núcleo pueden ser suficientemente intensas para que otros procesos de fusión directa de núcleos pesados lleguen a ponerse en funcionamiento y se encarguen de mantener el equilibrio hidrodinámico una vez que en el núcleo se ha quemado ya la mayor parte del hidrógeno y el helio. De modo escalonado, diferentes núcleos atómicos alcanzan las condiciones necesarias para su ignición, y consiguen con la energía que se produce equilibrar momentáneamente la presión ejercida por el peso de las capas externas de la estrella.

La combustión del carbono puede empezar sólo a temperaturas superiores a 500 millones de grados y densidades del orden de 3 toneladas por centímetro cúbico. En estas condiciones, que sólo pueden darse en estrellas al menos ocho veces más masivas que el Sol, los núcleos de carbono pueden fusionarse para generar nuevos núcleos de neón (la mayor parte), sodio, oxígeno o magnesio. Mientras esta reacción se mantiene (un período que es breve en términos de evolución estelar, sólo de unos pocos cientos de años para una estrella muy masiva de 25 masas solares, que usaremos en adelante como referencia), el núcleo se enriquece convirtiéndose en una mezcla de esos cuatro elementos. Al terminarse el carbono, el núcleo no puede sostener la presión y la estrella reinicia el colapso gravitatorio, con lo que provoca que el núcleo se caliente y se haga más denso.

Una vez que el carbono ha desaparecido, el siguiente elemento que puede producir energía en el núcleo de una estrella masiva es el neón. Si la temperatura alcanza 1.200 millones de grados y la densidad llega a ser mayor de 4 toneladas por centímetro cúbico, se produce una serie de reacciones entre núcleos de neón que da lugar a nuevos núcleos de oxígeno y magnesio. Esta reacción continúa mientras el núcleo contenga existencias de neón suficientes para generar energía y mantener la presión exterior, un período que puede ser tan breve como un año para una estrella de 25 masas solares, que se encuentra ya en una caída desbocada hacia su destrucción final. Una vez que el neón se acaba, ocurre un nuevo episodio de compresión y calentamiento.

Cuando el núcleo ha consumido el neón generado en las etapas anteriores, su zona interna está compuesta sobre todo por oxígeno. Si la estrella consigue comprimir su núcleo hasta los 1.500 millones de grados y alcanzar una densidad de 10 toneladas por centímetro cúbico, se inician las reacciones nucleares que consiguen quemar el oxígeno para producir principalmente silicio y fósforo. En nuestra estrella de referencia este período dura sólo aproximadamente seis meses, al final de los cuales la estrella vuelve a comprimirse.

Cuando el proceso de compresión lleva el núcleo hasta los 2.700 millones de grados y la inconcebible densidad de 30 toneladas por centímetro cúbico, se inician las últimas reacciones posibles. El núcleo, compuesto ya en su mayor parte por silicio y azufre, se lanza por los últimos peldaños de la cadena de reacciones alfa que listamos anteriormente, produciendo calcio, titanio, hierro y níquel. Tras sólo 24 horas, la mayor parte del núcleo se ha convertido en níquel, que no

puede continuar la cadena porque la reacción que lo convierte en zinc requiere una aportación neta de energía.

Al alcanzar este estado ya nada en el núcleo de la estrella puede oponerse a la presión que empuja desde el exterior. Aunque sólo nos hemos concentrado en las condiciones en el núcleo de la estrella, las capas externas han ido pasando por las mismas fases según la densidad y la temperatura iban creciendo, de modo que la estrella es ahora como una gigantesca cebolla formada por sucesivas capas: hierro y níquel en el núcleo, silicio en la siguiente capa, y oxígeno, neón, carbono, helio e hidrógeno en las siguientes, según vamos hacia el exterior.

En unos pocos segundos toda esta estructura colapsa hacia su propio centro, donde ya ninguna fuerza resiste a la enorme presión. El colapso sólo se detiene cuando la imposibilidad de apretar los nucleones más sobre sí mismos (el principio de exclusión de Pauli, que impide que dos partículas de spin semientero estén exactamente en el mismo estado cuántico) se impone, creando un núcleo formado por un conglomerado de neutrones, una especie de núcleo atómico neutro gigantesco: una estrella de neutrones con una masa varias veces superior a la del Sol.

Si la presión es aún mayor (lo que depende de la masa total de este remanente), incluso la fuerza que intenta mantener separados a los nucleones individuales se ve derrotada. En los casos en los que la masa del núcleo desnudo es mayor de 3-4 masas solares, el radio del objeto se hace aún menor y el remanente colapsa en un agujero negro. Esto ocurre típicamente en estrellas que, originalmente, tenían al menos entre 15 y 20 masas solares.

En cualquier caso, ya sea una estrella de neutrones o un agujero negro lo que se forma en el centro de la estrella tras la repentina implosión, ciertamente las capas exteriores encontrarán un «suelo» sólido sobre el que rebotarán, saliendo despedidas con enorme energía hacia el exterior. Esta explosión energética es la que observamos como una *supernova*, la última fase en la vida de una estrella masiva. En ese breve instante la estrella libera al exterior la mayor parte de su masa original en forma de material que se expande a gran velocidad, y que contiene todos los metales que se han «cocinado» a lo largo de millones de años en su interior. Estos materiales (carbono, nitrógeno, silicio, oxígeno, azufre...) son precisamente los necesarios para que en el proceso de formación de nuevas estrellas se permita la creación de planetas rocosos y, al menos en un caso, sea posible la aparición de vida. Así, cada uno de los átomos que nos forman (con excepción de los de hidrógeno) ha sido creado en el interior de una estrella que murió antes de la formación del Sistema Solar.

Además, la última fase de compresión nuclear permite la creación de núcleos mucho más masivos que el hierro y el níquel, que absorben grandes cantidades de neutrones en un proceso conocido como *proceso-r* (*r* por *rapid*, «rápido» en inglés). Estos núcleos, a través de desintegraciones posteriores, se convierten en los elementos más pesados de la tabla periódica, desde el hierro hasta el plutonio. Otros elementos pesados se forman en el llamado *proceso-s* (*s* por *slow*, «lento» en inglés), que se produce en estrellas de la rama asintótica gigante (estrellas de entre 0,6 y 10 masas solares en fases tardías y violentas de su evolución). Este proceso produce núcleos de masa media, desde carbono hasta polonio, y se denomina «lento» porque la evolución de un núcleo dado por captura de sucesivos neutrones se produce a lo largo de siglos, no en fracciones de segundo como ocurre en el caso del proceso-r.

Las estrellas de masa baja-intermedia que no pueden completar todas las fases anteriores acaban formando núcleos fuertemente enriquecidos (ya sea de helio, carbono u oxígeno, según cuál sea la fase en la que se frenan) y casi siempre lanzando sus capas externas al medio interestelar. Estos núcleos, extremadamente calientes pero ya inertes desde el punto de vista de las reacciones nucleares, son como brasas que se limitan a enfriarse durante el resto de la historia del Universo. Los conocemos como enanas blancas, y son el destino final de la mayoría de las estrellas.

Todas las estrellas que se han observado hasta la actualidad presentan al menos trazas de metales, es decir, átomos que no fueron creados durante la nucleosíntesis primordial. Incluso las estrellas en las que se han medido abundancias de hierro, oxígeno o carbono más bajas han sido claramente enriquecidas con material procedente de explosiones estelares anteriores. Esto es obvio en el caso de nuestro Sol, ya que la propia existencia de la Tierra y la vida que alberga atestiguan que las abundancias de, por ejemplo, carbono, oxígeno, nitrógeno o hierro son muy superiores a las primordiales. Nuestro Sol es, por tanto, una estrella como mínimo de *segunda generación*, que se formó a partir de una nube de gas que ya había sido nutrida por anteriores explosiones de supernovas y que contenía cantidades notables de átomos pesados.

El descubrimiento de una estrella primordial (conocidas en astronomía como *estrellas de población III*), que esté compuesta exclusivamente por hidrógeno y helio, es uno de los santos griaes de la cosmología actual. Existen modelos físico-matemáticos que indican que tales estrellas serían extremadamente masivas (hasta cientos de veces la masa del Sol) y que explotarían como supernovas muy energéticas tras una vida muy breve. El espectro de una de estas supernovas sería muy característico, y se espera que los telescopios actuales o los que empezarán a funcionar en el futuro cercano nos permitan observar alguna de estas explosiones en las galaxias más lejanas.[21](#)

Las ecuaciones que rigen los procesos de la nucleosíntesis estelar fueron planteadas y resueltas por primera vez en un artículo de Margaret Burbidge, Geoff Burbidge, William Fowler y Fred Hoyle publicado en 1957.[22](#) Con anterioridad Hans Bethe y sus colaboradores, y el propio Fowler individualmente, habían publicado ya algunas de las reacciones que debían regir el interior del Sol y otras estrellas similares. No obstante «B2FH» fue el primer trabajo que incluyó de modo sistemático todo el conjunto de reacciones que hoy sabemos que llevan a la creación de todos los elementos químicos que nos rodean. Así corrigieron el trabajo original de $\alpha\beta\gamma$, separando claramente el proceso de la nucleosíntesis primordial, cuyos efectos observamos en el Universo a gran escala y en las abundancias iniciales de hidrógeno y helio, de las reacciones de la nucleosíntesis estelar, responsables de las abundancias del resto de elementos que detectamos a nuestro alrededor, en particular aquellos fundamentales para la formación de planetas rocosos y el origen de la vida.

El eco

La tercera evidencia observacional que sustenta el modelo de la Gran Explosión es posiblemente la más fácil de entender de todas ellas. Aún hoy, 13.800 Ma después del inicio del Universo, podemos sentir a nuestro alrededor los ecos de la explosión inicial. ¿De qué modo? La expansión del Universo que hemos repasado en las secciones anteriores partió de un estado de altísima temperatura, y pasó por fases sucesivas en las que fue aumentando de tamaño y disminuyendo de temperatura hasta llegar a nuestros días. Aquella temperatura de millones de grados que permitió reacciones nucleares pasó a ser de miles de grados cuando el Universo era un plasma caliente de núcleos y electrones, y el continuo enfriamiento lo ha dejado hoy con una temperatura aproximada de 3 grados por encima del cero absoluto.

¿Es posible detectar esa temperatura primordial a nuestro alrededor? La respuesta es sí y el camino que llevó a esa detección es una de las historias más curiosas de la cosmología. Pero antes de acercarnos a ella, vamos a explicar un modelo sencillo y aparentemente alejada de nuestro tema.

Imaginemos que ocupamos un campo enorme, que está completamente lleno de gente. Todas las personas a nuestro alrededor y nosotros mismos estamos gritando con toda la fuerza de nuestros pulmones. Al mismo tiempo miramos el reloj que tenemos en la muñeca (suponemos que todos están perfectamente sincronizados) porque tenemos orden de dejar de gritar cuando el reloj alcance las doce en punto. Llamaremos a las 12:00:00 h el «momento del último grito».

Seguimos gritando mientras faltan tres segundos, dos, uno... llega el momento del último grito... ¡Silencio!

Aparte del lógico alivio que nos produce el dejar de gritar, inmediatamente la intensidad del sonido empieza a bajar. Pero esa intensidad no se hace cero repentinamente. Debemos recordar que la velocidad a la que el sonido viaja por el aire es finita (aproximadamente de 340 m/s) y por ello, aunque nosotros ya no estamos gritando (de hecho, *nadie* está ya gritando en ese momento), siguen llegando a nuestros oídos los sonidos que emitió la gente a nuestro alrededor. Al cabo de un tiempo mínimo, pongamos por ejemplo una centésima de segundo, nos estará llegando el sonido del último grito de la gente que se encuentra formando un círculo a 3,4 metros de distancia de nosotros. Al cabo de una décima de segundo nos llegan los últimos gritos del círculo que nos rodea a 34 metros de distancia.

Después de un segundo, poniendo mucha atención escucharemos los últimos gritos que emitieron a las 12:00:00 h todas las personas que se encuentran en un gran círculo de 340 metros de radio alrededor de nosotros. Es evidente que, en principio, no importa cuánto tiempo pase: si el

campo es realmente infinito, seguiremos escuchando gritos para siempre. Eso sí, cada vez serán más débiles, y puede que necesitemos sofisticadas antenas y amplificadores para escucharlos. Siguiendo con nuestro ejemplo, a las 12:01:00 h estaremos escuchando los (apenas perceptibles) gritos de la gente que se encuentra a poco más de 20 kilómetros de distancia. Y al cabo de una hora, a las 13:00:00 h, nos alcanzarán los últimos sonidos que emitieron las personas situadas a más de 1.200 kilómetros. En cada momento existe una «circunferencia del último grito» que se va haciendo más grande según pasa el tiempo, abriéndose hacia el exterior y siempre con el centro en nuestra posición. Por supuesto, exactamente lo mismo será escuchado por cualquier persona de todas las que forman parte de nuestro experimento: nadie ocupa el centro o una posición privilegiada, todos somos observadores equivalentes. En particular, nosotros formamos parte de la «circunferencia del último grito» de cada una de las personas que a su vez figuran en la nuestra.

Si ampliamos el ejemplo y pensamos en analizar en detalle el sonido que nos llega, podemos imaginar el siguiente escenario. Situamos unas antenas enormes que nos permitan, en un instante dado, recoger el sonido que viene de todas las direcciones, distinguir con gran precisión la dirección exacta, y analizarlo detalladamente. En este caso podríamos elegir por ejemplo $t = 13:00:00$ h, una hora después del momento del último grito, realizar un «mapa» del sonido que nos llega, y dar información acerca de la circunferencia del último grito como por ejemplo: «En la dirección norte había una concentración de gente, porque la intensidad del sonido es mayor que en otras direcciones», o «hacia el sudeste, por el contrario, detecto una zona de la que no me llega sonido. Puede que haya un lago, o alguna otra razón por la que en esa zona no había nadie» o quizás «en el oeste se observa que el sonido es mucho más agudo, es posible que en esa zona hubiera muchos niños».

De esta manera podemos entender que el análisis de ese sonido que nos llega en un momento dado permite estudiar las propiedades y la distribución de las personas que están a gran distancia de nosotros, incluso a pesar de que no las vemos en absoluto. Además, la información que deducimos no se refiere al momento actual (cuando nosotros recibimos y analizamos los gritos), sino al momento en que fueron emitidos, en nuestro caso a las 12:00:00 h. En el instante actual esas personas se habrán callado, y tras una hora puede que hayan cambiado completamente su distribución, se hayan ido a su casa, o se hayan tumbado a tomar el sol.

Por otra parte, ¿cuál es el grosor de ese círculo de gente cuyos gritos nos llegan a la vez en cada momento? Si suponemos que los relojes de pulsera de la gente permiten medir el momento del último grito con una precisión de una décima de segundo, y que todos cumplen estrictamente las instrucciones tal y como se han dado, hay una incertidumbre de una décima de segundo en el «momento del último grito» de cada persona, lo que se traduce en aproximadamente 34 metros. Es decir, cuando hablamos de la «circunferencia del último grito», en realidad ésta tiene una pequeña anchura —es una corona circular y no una verdadera circunferencia.

Esta misma incertidumbre en el grosor produce una incertidumbre que se transmite en el tiempo. Si utilizamos nuestros instrumentos para realizar un mapa en un instante y un segundo mapa en un instante posterior, estaremos sondeando zonas diferentes y, por tanto, los mapas serán distintos. Pero, en realidad, si la diferencia de tiempo es pequeña en comparación con la incertidumbre de los relojes, el mapa será prácticamente el mismo. En nuestro ejemplo (incertidumbre de una décima de segundo) no habrá diferencia entre dos mapas separados por una milésima de segundo: estaremos escuchando prácticamente a las mismas personas. Si los dos mapas están separados por 10 segundos, en cambio, «veremos» (en realidad, escucharemos) las estructuras formadas por personas separada más de 3 kilómetros y por tanto los mapas serán diferentes.

Cerramos este ejercicio imaginario con una complicación extra, pero que no resultará muy difícil para el lector que lo ha seguido hasta aquí. En nuestro ejemplo hemos puesto un campo plano, infinito, lleno de gente. Por eso tenemos como «circunferencia de último grito» una circunferencia que va creciendo a nuestro alrededor según el tiempo pasa. Si la gente estuviera distribuida en las tres dimensiones del espacio (es decir, de alguna manera tuviéramos infinitas personas también por encima y por debajo de nosotros), entonces en vez de una circunferencia hablaríamos de la superficie de una esfera, y tendríamos una «superficie de último grito» cuyo radio dependería del tiempo pasado desde el «momento del último grito» hasta el instante en que hacemos la medida. El resto de la discusión, evidentemente, se mantiene exactamente igual.

Llegados a este punto es muy posible que el lector esté preguntándose qué tiene que ver este ejemplo con el origen del Universo. El símil de «la superficie del último grito», creado por el

cosmólogo americano Charley Lineweaver, es un excelente modo de entender una observación de la que todas las personas interesadas han oído hablar, pero muy pocas entienden en profundidad: el *fondo cósmico de microondas*. A él dedicaremos todo este apartado del libro.

Situémonos en el momento en que el Universo tiene 380.000 años de edad. La nucleosíntesis acabó hace ya todo ese tiempo... menos 20 minutos. Desde entonces el contenido material está formado por un 75 % de hidrógeno y un 25 % de helio, pero la temperatura es aún tan alta que los núcleos de hidrógeno (recordemos que son simples protones individuales) no pueden ligarse a los electrones.²³ Por consiguiente, el Universo es un *plasma*, una mezcla de partículas positivas y negativas que interaccionan entre sí de modo continuo. Ocasionalmente un protón y un electrón se acercan y se unen por la atracción electromagnética que les liga, pero de modo casi inmediato son golpeados por un fotón de alta energía y vuelven a ser separados.

El otro componente del Universo es la *radiación*, con una proporción de 1.000 millones de fotones (partículas de luz) por cada protón y electrón. En este medio cargado eléctricamente, los fotones no pueden viajar con libertad, y chocan con partículas cargadas de modo continuo, en un proceso que en física se conoce como dispersión (o, en inglés, *scattering*). En cada una de estas colisiones los fotones se ven desviados de modo caótico, con lo que el Universo se comporta como un medio totalmente opaco para la luz.

De modo súbito, la temperatura en todo el Universo cae por debajo de los 3.000 K. En este instante los electrones y los protones pueden por fin ceder a su atracción eléctrica, y formar átomos de hidrógeno. De modo casi repentino el Universo se vuelve neutro. Las cargas eléctricas libres han desaparecido. Es el momento que llamamos *recombinación*.

Prácticamente en ese mismo instante los fotones que hasta ese momento estaban siendo dispersados en todas las direcciones quedan libres, y ya no interactúan con la materia a su alrededor. Esta separación de la radiación y la materia se llama *desacoplamiento*. Cada uno de los 1.000 millones de fotones por partícula de los que hablábamos se lanza a un viaje en línea recta que, para la gran mayoría de ellos, ya nunca se ha interrumpido. Esos fotones han seguido viajando, desde todos los puntos del Universo y repartiéndose de modo homogéneo en todas las direcciones, hasta nuestros días, cuando tenemos aproximadamente 410 de ellos en cada centímetro cúbico del espacio.

De modo análogo al símil de la «superficie del último grito», en este caso cada observador del cosmos percibe a su alrededor una «superficie de última dispersión» (en inglés, *last scattering surface*). En el instante del desacoplamiento todos los fotones que forman la radiación de fondo del Universo partieron del punto en el que se encontraban, y han continuado viajando en línea recta desde entonces. Algunos de ellos iniciaron su viaje en nuestra dirección hace 13.800 Ma²⁴ y ahora mismo están entrando en nuestros detectores. Análogamente a nuestro ejemplo, necesitaremos equipos extremadamente sensibles para detectar esta radiación, pues hoy en día corresponde a una temperatura que está sólo unos pocos grados por encima del cero absoluto. Pero si conseguimos medirla con precisión en todas las direcciones, podremos tener un mapa de cómo era el Universo (o, al menos, una amplia zona de él) en una época cercanísima a la explosión inicial.

Como comparación, las observaciones de cuásares²⁵ y galaxias con los telescopios más potentes nos han permitido estudiar objetos que se encuentran en la época que corresponde al corrimiento al rojo $z \sim 10$. Es decir, vemos objetos que vivían en un Universo con una escala $(1 + 10) = 11$ veces más pequeña que hoy, lo que según nuestros modelos corresponde al tiempo cuando el Universo tenía 500 Ma. Por contra, la radiación de fondo proviene de la época $z \sim 1.100$, cuando la escala del Universo era menos de una milésima de la actual, y el Cosmos tenía sólo, como ya hemos dicho, 380.000 años de edad. El fondo cósmico de microondas está formado por los fotones más antiguos que podemos observar, y nos trae información de una época que es por el momento inalcanzable por cualquier otro medio.²⁶

Por supuesto antes de que esta radiación se descubriera había habido intentos de describirla en detalle por parte de diversos grupos de astrónomos. Así, en el año 1948 aparecieron no menos de once artículos científicos en revistas internacionales que discutían los posibles efectos observables en la actualidad de la radiación a altísima temperatura que llenaba el Universo cuando era muchísimo más joven, durante las primeras fases de su formación.²⁷ Algunos de ellos trataban de la relación entre esa radiación y la materia, estudiando las posibles reacciones nucleares que habrían

tenido lugar y los efectos que de ellas se observarían en nuestra época. Ya hemos hablado de los trabajos de Gamow, y los de Alpher, Bethe y Gamow, los primeros que predijeron la existencia y los resultados de la nucleosíntesis primordial.

Además fue esencial un trabajo casi simultáneo de Ralph Alpher y otro colega americano, Robert Herman, publicado también en 1948. Por primera vez, en él contemplaban la posibilidad de que no sólo pudiéramos observar la composición química remanente del Big Bang, sino también los restos de la radiación proveniente de la misma época. Predijeron la existencia de una radiación de fondo en el Universo, que se observaría como procedente de todas partes de modo homogéneo e isótropo, y habría de corresponder a una temperatura aproximada de 5 K —es decir, 5 grados centígrados por encima del cero absoluto, o $-268\text{ }^{\circ}\text{C}$ —. Otros trabajos de la misma época estudiaron diferentes modelos y predijeron temperaturas para este fondo presente en todo el Universo que iban desde entre 1 y 10 K (Alpher y Herman en 1949) hasta 50 K (Gamow en 1955).

Es irónico, visto en retrospectiva, recordar una frase de Fred Hoyle, el astrónomo inglés que, como ya hemos visto, acuñó el término «Gran Explosión» para el modelo del origen del Universo. Hoyle, que proponía un modelo alternativo (la teoría del estado estacionario), consideraba que la predicción de una temperatura de fondo para todo el Universo era un error del modelo de Alpher, Herman y Gamow.

Así, en un artículo publicado en 1950 donde criticaba un trabajo de Gamow y Critchfield decía que «[este modelo] implicaría una temperatura actual de la radiación presente en todo el espacio mucho más alta que la determinada por McKellar para algunas regiones de la Galaxia». Es irónico porque las medidas de Andrew McKellar, tomadas en 1940 sobre el espectro de la estrella zeta de Ofiuco, mostraban que los niveles de ocupación del radical CN (cianuro) en el espacio interestelar eran compatibles con una temperatura de 2,3 K, acerca de la cual el propio artículo original mantenía «si, en realidad, tal concepto de temperatura en una región de tan baja densidad de materia y radiación tiene significado». Un análisis posterior decía en efecto que esta medida podía tener sólo «un significado muy restringido».

Ciertamente algunos de los valores predichos por los físicos teóricos para la temperatura del fondo de microondas eran superiores al determinado en el espectro de zeta de Ofiuco y, por tanto, si la medida era correcta, las predicciones serían inválidas. Pero otros valores, concretamente los que estaban en el rango 1-5 K, sí podían ser compatibles con las medidas de McKellar. De hecho, hoy en día se considera que McKellar fue en realidad el primer descubridor del fondo cósmico de microondas pero, en ausencia de una interpretación física detallada, sus medidas fueron consideradas en el mejor de los casos como una curiosidad, e ignoradas por los cosmólogos durante decenios.

De esta manera, al inicio de los años sesenta del siglo pasado una buena parte de la comunidad astronómica estaba preparada para intentar detectar por primera vez la radiación cósmica de fondo, el eco de la Gran Explosión. Los cálculos anteriores de varios grupos, que ya hemos comentado, habían llevado a algunos astrónomos a plantearse si esos fotones serían en realidad detectables con la instrumentación de la época. Andrei Doroshkevich e Igor Novikov, en la Unión Soviética, y Robert Dicke en Estados Unidos, estudiaron en detalle la posibilidad de construir radiómetros suficientemente sensibles en el rango de microondas, que sería el óptimo para la observación de ese fondo. De hecho, el equipo de Dicke en la Universidad de Princeton, del que formaban parte también Peter Roll, David Wilkinson y James Peebles, disponía de un diseño avanzado y había comenzado el proceso para construirlo.

Una de las historias más famosas de la cosmología del siglo xx, que muestra cómo la ciencia avanza a veces por caminos totalmente inesperados, es la que cuenta el modo en que Dicke, Roll, Peebles y Wilkinson *no* descubrieron el fondo cósmico de microondas. Esta historia cuenta que en el laboratorio de la empresa de telecomunicaciones Bell, en Holmden, a menos de 50 kilómetros de la Universidad de Princeton, dos radioastrónomos americanos, Arno Penzias y Robert Wilson, habían empezado en 1964 a usar una gran antena de telecomunicaciones para estudiar la emisión en frecuencias de radio de la Vía Láctea y otras fuentes celestes. Esta antena había sido utilizada con anterioridad como centro de emisión y recepción para comprobar la efectividad de los nuevos satélites Echo y Telstar como nexo de unión por radioondas entre las costas este y oeste de Estados Unidos.

Penzias y Wilson conocían muy bien tanto la antena como los detectores que estaban utilizando. Gracias a ello notaron que el ruido de fondo que se captaba en todas sus observaciones era superior al esperado. A pesar de que estaban utilizando calibradores de gran precisión (helio líquido, la sustancia más fría disponible) y que habían tenido en cuenta todo tipo de efectos, una temperatura de antena de aproximadamente 3,5 K permanecía siempre como fondo de todas sus observaciones. Comprobaron que no era un efecto de la atmósfera, ya que el fondo era idéntico independientemente de que apuntaran la antena hacia el cenit o hacia lugares próximos al horizonte. No correspondía tampoco a fuentes celestes o a la propia galaxia, ya que era constante en todas las direcciones y a todas horas. La historia cuenta también que, dentro de las actividades de calibración a las que dedicaron todo un año, hubieron de limpiar «una sustancia dieléctrica blanca» asociada a una familia de palomas que había anidado en el interior de la antena.

Una de las personas con las que Penzias y Wilson hablaron acerca de este misterio fue Bernard Burke, astrónomo del Massachusetts Institute of Technology. Burke estaba al corriente de los trabajos que el grupo de Princeton llevaba a cabo, y había leído una versión preliminar del artículo que Peebles había escrito sobre la temperatura esperada del fondo cósmico. Fue él quien informó a Penzias y Wilson, y les recomendó que contactaran con Princeton.

También es parte de la historia que, unos días después, los astrónomos de Bell llamaron por teléfono a Princeton para hablar con Dicke. Era la hora de la comida y Dicke se estaba tomando un bocadillo en su despacho junto con el resto del equipo. Fue repitiendo en voz alta las partes principales de lo que le contaban desde el otro lado para que todos lo fueran escuchando (sí, estamos en aquella época en la que la gente usaba teléfonos sin opción de «manos libres»). Al acabar, Dicke les dijo a sus colegas la famosa frase: «Bueno, chicos, se nos han adelantado...».

Finalmente, como resultado de las interacciones entre los dos equipos que siguieron durante meses, dos artículos fueron enviados a la revista *The Astrophysical Journal* y se publicaron uno al lado del otro en el mismo volumen, en julio de 1965. Ambos tenían títulos discretos, que realmente no darían a un profano pistas sobre la radical importancia del anuncio: «Cosmic Black-Body Radiation» (Dicke, R. H.; Peebles, P. J. E.; Roll, P. G.; y Wilkinson, D. T.; *The Astrophysical Journal* 1965, 142, 414) y «A Measurement of Excess Antenna Temperature at 4080 Mc/s»²⁸ (Penzias, A. A.; y Wilson, R. W.; *The Astrophysical Journal* 1965, 142, 419). El primero citaba al segundo como prueba observacional del modelo sugerido, mientras que el segundo utilizaba la referencia al primero como explicación y soporte teórico de las observaciones. En conjunto representaron la piedra angular que supuso la afirmación definitiva del modelo de la Gran Explosión como origen del Universo.²⁹ Penzias y Wilson recibieron por este trabajo el premio Nobel de Física en 1978.

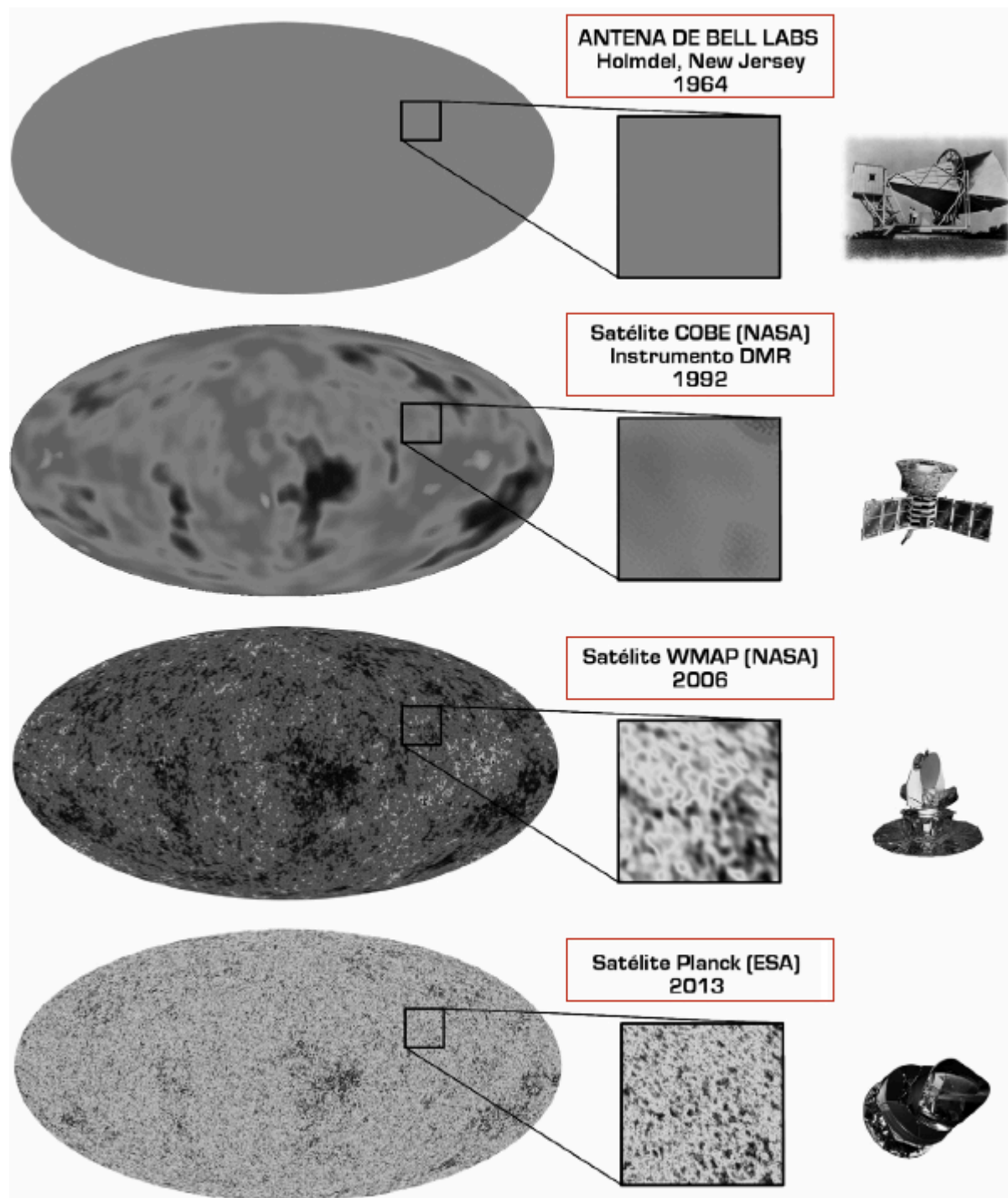


FIGURA 1.3. El fondo cósmico de microondas tal como fue detectado por los sucesivos experimentos desde 1964 hasta nuestros días. En cada caso se muestra el mapa completo del cielo, junto con la ampliación de una zona para apreciar la escala de los detalles detectables. *Fuente: El autor, a partir de datos de NASA, NASA/ Goddard Space Flight Center, NASA/WMAP Science Team, ESA/Planck Collaboration.*

Una vez que la existencia del fondo de radiación, último remanente de la altísima temperatura inicial del Universo, había sido establecida, comenzó la carrera para analizarlo en detalle y entender sus propiedades. Una de las primeras ideas que hubo de contrastarse fue su homogeneidad. El descubrimiento de Penzias y Wilson era el de un fondo isótropo, es decir, igual en todas las direcciones. La predicción de los modelos teóricos era, en efecto, que la radiación había de ser isótropa, ya que el Universo en sus inicios había pasado por un estado de equilibrio y de gran simetría entre todas sus partes.

No obstante, ya desde finales de los años sesenta diversos grupos se dieron cuenta de que esa isotropía no podía ser absoluta. En diferentes trabajos, Yákov Zeldóvich (físico soviético de origen bielorruso), Edward Harrison (cosmólogo británico que trabajaba en Estados Unidos), y de nuevo el canadiense Jim Peebles desde Princeton, entre otros, calcularon la intensidad de las anisotropías necesarias para generar un Universo tal como el que observamos hoy. Debemos pensar que si el

Cosmos fuera totalmente homogéneo, con su densidad y temperatura idénticas en todas las direcciones, no habría sido posible que la acción de la gravedad³⁰ hiciera crecer las estructuras cósmicas que podemos observar hoy, desde las más pequeñas (estrellas y planetas) hasta las más grandes (cúmulos y supercúmulos de galaxias). Se necesita la presencia de unas *semillas* en la distribución inicial de densidades, alrededor de las cuales pueda haberse depositado la materia en cantidades crecientes, de modo cada vez más rápido.

Es evidente que las semillas no pueden haber sido tampoco demasiado destacadas: un Universo que hubiera nacido con grandes irregularidades habría dado lugar a asimetrías muchísimo mayores en el cielo, no compatibles con lo que vemos a nuestro alrededor. Ciertamente existen estructuras a gran escala, pero cuando observamos el Universo en las máximas escalas posibles (más allá de aproximadamente 500 Mpc) la condición de homogeneidad se cumple de modo bastante preciso.

La unión de ambas ideas llevó a suponer que el nivel de anisotropías que debía existir en el fondo cósmico de microondas podría ser del orden de una parte en 10.000-100.000. Esta precisión permaneció más allá de los límites técnicamente observables hasta el lanzamiento del satélite norteamericano COBE (*COsmic Background Explorer*, «Explorador del Fondo Cósmico») que en 1992 midió por primera vez con gran precisión algunas de las propiedades principales del fondo de microondas: su temperatura de 2,73 K, la presencia de un dipolo direccional inducido por el movimiento de toda nuestra galaxia hacia la constelación de Leo, el hecho de que la forma del espectro era compatible con un cuerpo negro perfecto hasta la precisión alcanzada y la presencia de anisotropías, con una intensidad (coincidente con el cálculo teórico) de 1 parte en 100.000. Estos descubrimientos, en particular la forma espectral del fondo cósmico y la primera detección de las anisotropías, valieron a John C. Mather y George F. Smoot el premio Nobel de Física en el año 2006.

Durante los años noventa del siglo pasado diversos experimentos estudiaron en detalle las anisotropías del fondo, en particular para comprobar las diferencias entre las anisotropías intrínsecas (producidas realmente por diferencias en la densidad o temperatura del Universo en el momento del desacoplamiento entre materia y radiación) y las extrínsecas (efectos producidos sobre los fotones que componen el fondo de microondas por interacciones ocurridas entre el desacoplamiento y nuestra época). Algunos de estos efectos incluyen la interacción con pozos gravitatorios en la distribución de masa del Universo (efecto Sachs-Wolfe integrado y efecto Rees-Sciama) o con electrones de alta energía en zonas calientes y densas como, por ejemplo, los cúmulos de galaxias (efecto Sunyaev-Zeldóvich). Varios de estos experimentos se realizaron desde globos aerostáticos (BOOMERanG, *Balloon Observations Of Millimetric Extragalactic Radiation and Geophysics*, o MAXIMA, *Millimeter Anisotropy eXperiment IMaging Array*), otros aprovechando las excelentes condiciones de nitidez y estabilidad del cielo invernal del Polo Sur (DASI, *Degree Angular Scale Interferometer*), el altiplano andino en Chile (CBI, *Cosmic Background Imager*), o las alturas del Teide en la isla de Tenerife (VSA, *Very Small Array*).

Uno de los retos principales que tiene cualquier medida de la radiación de fondo de microondas es la necesidad de separar los fotones que realmente pertenecen al fondo de aquellos que han sido emitidos por otras fuentes. Entre estos últimos sería necesario separar los de fuentes extragalácticas y los que vienen de nuestra propia galaxia. Para evitar problemas con los primeros se combinan los datos tomados por estos experimentos con mapas del cielo observados en todas las longitudes de onda (radio, infrarrojo, visible, ultravioleta, rayos X), de modo que se sepa dónde están las fuentes más intensas, y se pueda evaluar en cada posición del cielo si la radiación que llega pertenece realmente al fondo o no. Por otra parte, para eliminar los fotones de microondas provenientes de nuestra propia galaxia lo ideal es medir en multitud de frecuencias diferentes dentro del rango de las microondas. La radiación de la Vía Láctea tiene una firma espectral característica, y por tanto podemos ajustar su contribución de forma muy precisa si disponemos de información en varias frecuencias.

Mientras se realizaban experimentos a escalas relativamente pequeñas desde la superficie de la Tierra y desde globos, grandes colaboraciones de científicos tanto en Estados Unidos como en Europa preparaban la siguiente generación de satélites que medirían con mayor precisión los mapas del fondo de microondas. El primero de ellos fue, cronológicamente, la misión WMAP (*Wilkinson Microwave Anisotropy Map*)³¹ de la NASA, que permaneció activa entre los años 2001 y 2010, recogiendo una ingente cantidad de datos. Así pudo realizar un mapa completo del cielo en cinco frecuencias diferentes dentro del rango de las microondas (entre 23 y 94 GHz). La precisión en la

medida de la temperatura del fondo de microondas proporcionada por WMAP era aproximadamente de 20 millonésimas de grado, y su resolución le permitió medir detalles en los mapas del cielo tan pequeños como 0,3 grados angulares, una mejora de un factor 30 comparado con las medidas tomadas por COBE apenas diez años antes.

La misión espacial más reciente dedicada al estudio del fondo cósmico de microondas ha sido la sonda Planck de la Agencia Espacial Europea. Fue lanzada en el año 2009, y se mantuvo activa hasta 2013.

Planck representó un nuevo salto en nuestro conocimiento de la radiación de fondo: su resolución espacial era el doble de la ofrecida por WMAP, y la precisión de la medida de la temperatura en cada dirección era fantástica: poco más de una millonésima de grado. Además obtuvo mapas completos del cielo en nueve frecuencias diferentes entre 30 y 857 GHz, lo que es vital para conseguir separar del modo más fiable la componente de la emisión en microondas que realmente proviene del fondo cósmico y las posibles contribuciones de otras galaxias o de nuestra propia Vía Láctea.

Como veremos en los próximos capítulos, el estudio detallado de las propiedades estadísticas del fondo cósmico de microondas, tal y como lo permiten las observaciones de WMAP y Planck, ha abierto la puerta a la medida de algunas propiedades del Universo temprano que pueden relacionarse con sus valores en el presente, permitiéndonos así medir su evolución detallada. Con ello podemos medir propiedades globales del Universo, vitales para comprobar la validez de los modelos que se elaboran para entenderlo.

Nuevos componentes

A lo largo de las últimas décadas el público interesado en la ciencia se ha acostumbrado a oír hablar de algunos conceptos extraños como pueden ser la *materia oscura* y la *energía oscura*. Los lectores de este libro pueden incluso haber oído que estas dos «sustancias» conforman la mayor parte del Universo que observamos a nuestro alrededor, lo que de hecho es cierto. Dedicaremos este nuevo capítulo a algunas ideas sobre qué son (y también qué es lo que definitivamente *no son*) estas entidades que hemos decidido calificar como «oscuras». Aprovecharemos para dar algunas pinceladas sobre los avances más recientes en nuestro conocimiento del Universo temprano y, sobre todo, mostraremos cómo las observaciones que podemos hacer hoy nos permiten medir algunas propiedades básicas sobre la historia completa del Cosmos.

Materia oscura

En los años treinta del siglo pasado un astrónomo de origen suizo trabajaba en el California Institute of Technology (Caltech). Se llamaba Fritz Zwicky y, aún hoy, es recordado como una de las personalidades más brillantes y complejas de la astronomía en el siglo xx. Aunque de nacionalidad suiza (adquirida a través de su padre) había nacido en Bulgaria, donde su padre regentaba negocios y ejercía como embajador de Noruega, y tenía ascendencia checa a través de la familia de su madre. Tras estudiar Física y Matemáticas en el Instituto Federal de Tecnología de Zúrich, en 1925 emigró a Estados Unidos. Combinaba una enorme capacidad de trabajo con una fértil imaginación que le llevó a idear soluciones brillantes a problemas muy difíciles, soluciones que probablemente ninguno de sus colegas podría intentar. Contrastaba también su carácter difícil, reconocido tanto por sus colaboradores como por sus competidores,¹ con una gran generosidad en aspectos humanitarios y sociales.

Entre los muchos conceptos que Zwicky divisó por primera vez, y que hoy son habituales en física y astronomía, figuran las estrellas de neutrones y las explosiones de supernovas como fase final de la evolución de estrellas masivas, el uso de estas supernovas como candelas estándar² que permiten medir distancias a objetos cósmicos, la existencia de lentes gravitacionales, o la presencia de materia oscura en el Universo. Descubrió a lo largo de su vida más de 120 supernovas, un récord individual que permaneció en vigor hasta el año 2009.

Pero para el tema que nos interesa ahora mismo, el principal descubrimiento de Zwicky fue el que obtuvo cuando observaba el cúmulo de galaxias denominado Coma. Para entenderlo fácilmente, pensemos en el Sistema Solar. Si medimos con precisión el movimiento orbital de los planetas (de hecho, bastaría con el movimiento de uno de ellos), podemos utilizar el modelo de la gravedad newtoniana para deducir de modo sencillo las fuerzas que actúan en el seno del sistema y, con ello, la masa del Sol.³ Desde un punto de vista simple, sabemos que se deben equilibrar las velocidades de giro de los planetas con la cantidad de masa en el Sol y la distancia a él, de modo que un planeta que girase demasiado rápido para la distancia a la que está «se escaparía», y uno que girase demasiado despacio «se caería» hacia la estrella. En el caso del Sistema Solar lo que se observa es, en definitiva, la tercera Ley de Kepler, que relaciona el período de traslación de un planeta alrededor del Sol y la distancia entre ambos astros.⁴ Así, Mercurio gira vertiginosamente alrededor del Sol y muy cerca de él, mientras que los gigantes exteriores giran mucho más despacio en sus lejanas órbitas.

El Sistema Solar es, desde el punto de vista gravitatorio, un ejemplo muy sencillo porque casi toda la masa se encuentra en el centro. En un sistema más complejo que éste, donde haya muchas masas moviéndose unas en torno a las otras, la situación es matemáticamente más complicada, pero análoga en el fondo. En un cúmulo de galaxias, como el cúmulo de Coma que observaba Zwicky en la década de 1930, se observan más de mil galaxias reunidas en un espacio relativamente pequeño.

Todas ellas orbitan alrededor de un centro común, cerca del cual residen dos galaxias elípticas supergigantes. De modo similar a como ocurre en el Sistema Solar, una galaxia que se moviera demasiado rápido para su posición habría escapado del cúmulo hace ya millones de años, y otra que se moviera demasiado despacio habría caído hacia el centro y habría sido «devorada» por las galaxias supergigantes que allí se encuentran.⁵ Existe un equilibrio físico, que se expresa matemáticamente en una fórmula llamada *teorema del virial*, entre el promedio de las velocidades de los objetos que forman el cúmulo y su masa total.

En 1933 Zwicky presentó su primer trabajo sobre la distribución de velocidades de galaxias en el cúmulo de Coma,⁶ y la comparación de estas velocidades con la masa total del cúmulo. Para obtener la masa del cúmulo sumó las masas estimadas de todas las galaxias observadas, asumiendo que la relación entre luz emitida (lo que podía medir con facilidad) y masa subyacente (lo que en realidad pretendía medir) era la misma que se observa localmente en nuestra galaxia. Usando el teorema del virial, Zwicky esperaba que las velocidades de las galaxias en Coma fueran del orden de unos 80 km/s, pero las que midió eran tan altas como 1.000 km/s. Este factor ~ 10 era totalmente inesperado, y como el astrónomo suizo tenía plena confianza en sus medidas (las cuales hoy sabemos que, en efecto, eran correctas) sólo pudo elucubrar que en el cúmulo había mucha más masa (del orden de al menos un factor 100) que la que se podía ver en las imágenes. A esta masa invisible la llamó, en alemán, *dunkle Materie*, es decir, materia oscura.

Esta medida fue comprobada por otros astrónomos a lo largo de los años, y se propusieron diferentes modelos que pudieran explicar el origen y la naturaleza de esta materia: nubes de gas y polvo que no emitieran o que absorbieran la luz visible, objetos compactos de diferentes tipos que tampoco emitieran cantidades suficientes de luz, como podrían ser estrellas de muy baja masa u objetos similares a Júpiter que pudieran vagar por el espacio entre las estrellas. Como veremos, todas estas posibilidades han sido ya descartadas.

Tuvieron que pasar casi 40 años para que se descubriera una segunda evidencia de materia oscura en nuevas observaciones a una escala de tamaños mucho menor. La astrónoma americana Vera Rubin, una de las mujeres pioneras de la astronomía en Estados Unidos,⁷ analizaba las curvas espectrales en las que se puede medir la velocidad de rotación del material que forma los discos de las galaxias espirales. Estos discos no giran como un cuerpo sólido, sino que existe un gradiente de velocidad que se puede observar como efecto Doppler en sus espectros. De nuevo podemos aplicar a este problema la mecánica newtoniana clásica: si, como aparentemente es el caso, la mayor parte de la masa de una galaxia espiral reside en su núcleo, esperamos un comportamiento similar al del Sistema Solar. Hablaríamos en este caso de *discos keplerianos*. Por el contrario, Vera Rubin encontró⁸ (y desde entonces se ha confirmado con innumerables observaciones de curvas de rotación de galaxias espirales) que la velocidad de giro del material en el disco «se aplana», es decir, tiende hacia una velocidad límite constante al acercarse a la zona externa del disco. La única posibilidad de que se obtenga una dinámica de este estilo es postular que existe un gran halo esférico de materia que rodea a las galaxias espirales, el cual contiene una cantidad de materia muy superior a la de la propia galaxia y que, una vez más, no vemos. Es, de nuevo, materia no luminosa: materia oscura.

La tercera evidencia de materia oscura es, de nuevo, una intuición de Fritz Zwicky muy adelantada a su tiempo. Como ya hemos comentado, una de sus ideas fue la posibilidad de detectar lentes gravitatorias, imágenes muy distorsionadas de objetos celestes producidas cuando la luz que procede de ellos atraviesa una zona del espacio donde el campo gravitatorio de otro objeto, más cercano, es muy intenso. Los rayos de luz se comportan, en lo que se refiere a sus trayectorias, como se comportaría un haz de partículas materiales: «sienten» el influjo de la gravedad y por ello se desplazan, giran y siguen trayectorias curvadas. Así, aparecen imágenes múltiples, distorsionadas, y «espejismos cósmicos» cuyo análisis permite sondear la masa del objeto cercano. Este método ha sido utilizado para «pesar» galaxias y cúmulos de galaxias a partir de imágenes de muy alta resolución. El Telescopio Espacial Hubble, con su aventajado punto de observación fuera de la atmósfera terrestre, es el protagonista absoluto de estos trabajos. Una vez más, el resultado de esta maniobra de pesado es que las galaxias y los cúmulos contienen mucha más materia que la que podemos ver.

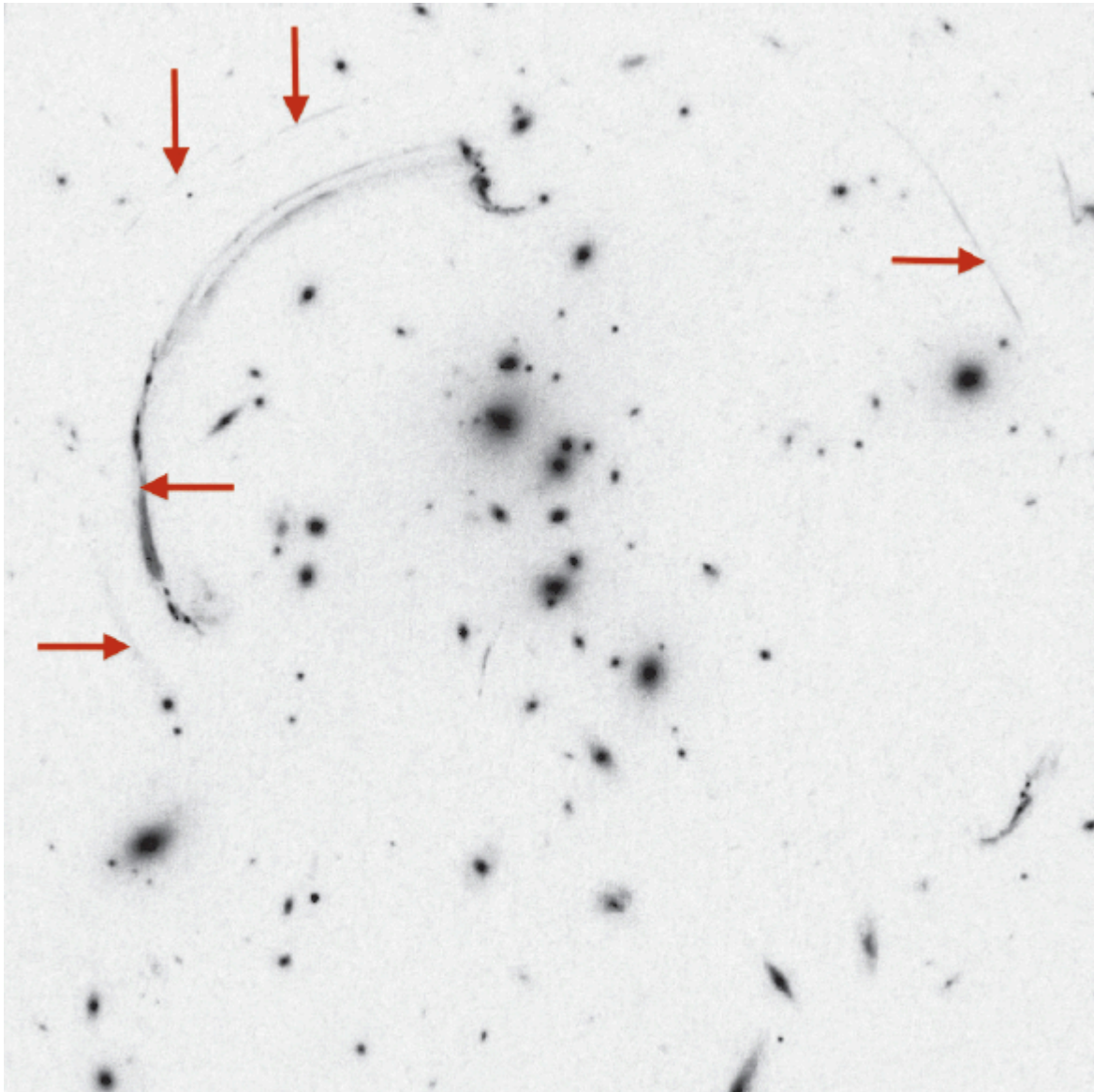


FIGURA 1.4. Imagen tomada por el Telescopio Espacial Hubble del cúmulo de galaxias RCS2 032727-132623.

Tanto el gran arco brillante que aparece en la zona superior izquierda de la imagen como el resto de arcos señalados son, en realidad, imágenes extremadamente distorsionadas de galaxias que se encuentran detrás del cúmulo, que actúa a modo de lente gravitatoria. Crédito: NASA; ESA; J. Rigby (NASA Goddard Space Flight Center) y K. Sharon (Kavli Institute for Cosmological Physics, University of Chicago).

Finalmente debemos destacar que hemos aprendido algunas propiedades acerca de esa materia oscura. En primer lugar, no puede estar formada por objetos «habituales» que no emiten luz, como agujeros negros de tamaño mediano o pequeño, planetas, o estrellas muy frías. Existen observaciones del halo y del núcleo de nuestra propia galaxia y de galaxias cercanas con las que se pone un límite superior a la abundancia posible de estos objetos, que es muy inferior a la necesaria para explicar la cantidad de materia oscura observada.⁹ Por otra parte, las condiciones iniciales del Universo (las que nos permiten calcular su composición química a través de las reacciones nucleares que tuvieron lugar en los primeros minutos) también limitan la cantidad de materia oscura que puede estar formada a partir de partículas conocidas: es menos de la quinta parte de la materia total que existe, y esto excluye también a los neutrinos, por ejemplo. En tales condiciones, la pelota ha pasado al campo de los físicos de partículas, que intentan encontrar en el modelo estándar (o fuera de él) alguna partícula que pueda responder a las propiedades que se observan en la materia oscura. Evidentemente tiene masa (ya que provoca y siente la atracción gravitatoria) pero no participa en otras interacciones, ya que no la sentimos en ningún otro aspecto. No tiene carga eléctrica y no interacciona de modo notable a través de ninguna otra fuerza con el resto de las partículas.

Algunas de las partículas exóticas que se han sugerido incluyen los *axiones*, partículas ligeras que podrían quizá detectarse en el futuro si fueran inestables y se desintegraran generando fotones en el rango de las radioondas, y las *WIMPS* (*weakly interacting massive particles*, «partículas masivas

con interacción débil») que podrían estar relacionadas con una extensión del modelo estándar de física de partículas a través de teorías de supersimetría.

Energía oscura

Para entender la segunda componente del lado oscuro del Universo es necesario que nos remontemos sólo dos décadas, para conocer cuál era el estado de la cosmología en 1995. El modelo de la Gran Explosión estaba bien establecido, aunque sus parámetros no habían sido medidos con precisión. Se sabía que el Universo estaba en expansión, y la medida de la velocidad de expansión era uno de los objetivos científicos principales del Telescopio Espacial Hubble, lanzado sólo cinco años antes. De hecho, se consideraba que bastaría medir dos cifras con cierta precisión para entender el origen y el destino del Universo: la ya citada velocidad de expansión, recogida en la constante de Hubble (H_0), y la tasa a la que esa velocidad se frena. Dicha tasa de frenado podía intentarse medirse directamente a través del valor del parámetro de deceleración (q_0) o a través de la densidad de materia-energía del Universo, ya que es esta densidad la que, por su acción gravitatoria, actúa como freno de la expansión. La densidad del Universo (ρ) se suele medir en comparación con la densidad crítica ρ_{crit} : el valor exacto que separa un Universo en eterna expansión de un Universo que eventualmente frenará su crecimiento y colapsará de nuevo. A este fin suele utilizarse la letra griega omega mayúscula: $\Omega = \rho/\rho_{\text{crit}}$. De este modo $\Omega = 0$ correspondería a un Universo vacío; $0 < \Omega < 1$ correspondería a otros en eterna expansión; $\Omega = 1$ sería un Universo con la densidad crítica; mientras que $\Omega > 1$ reúne los modelos que eventualmente recolapsarán a una singularidad.

Desde el punto de vista puramente geométrico, tal y como se entiende a partir de las ecuaciones de Einstein, la densidad crítica representa también un umbral que separa soluciones diferentes del modelo. Un Universo con la densidad crítica tiene las propiedades de un espacio-tiempo euclidiano, donde todas las intuiciones geométricas que hemos desarrollado a partir de nuestra experiencia habitual son válidas: por ejemplo, dos líneas paralelas pueden extenderse sin límite y nunca llegan a tocarse. Hablamos, por tanto, de un Universo *plano*. En cambio, en un modelo con densidad superior a la crítica la geometría es equivalente a la que se observa en la superficie de una esfera: dos círculos máximos inicialmente paralelos se acercan progresivamente y acaban tocándose, como ocurre por ejemplo con dos meridianos de la esfera terrestre, que parten como paralelos en el ecuador pero acaban uniéndose en los polos. En estos casos hablamos de universos *cerrados*. Finalmente, en modelos con densidad inferior a la crítica la geometría del Universo es equivalente a la de una superficie con forma de silla de montar, que se curva en dos direcciones contrarias a la vez, y en la que dos líneas inicialmente paralelas se van alejando una de la otra. Este tipo de geometría se conoce como hiperbólica, y los universos asociados se llaman universos *abiertos*.

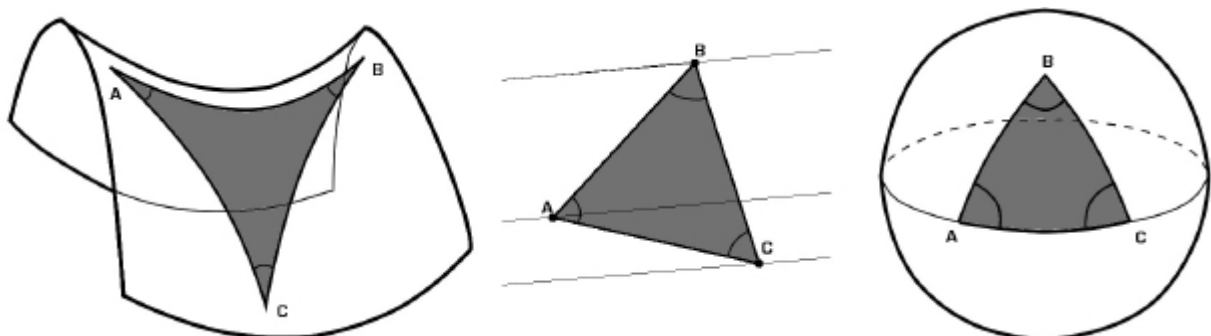


FIGURA 1.5. Representación gráfica de un espacio bidimensional hiperbólico (izquierda), euclidiano o plano (centro) y esférico (derecha). En cada uno de ellos se ha dibujado un triángulo, a fin de observar cualitativamente que la suma de sus ángulos internos sólo es constante e igual a 180 grados en el caso de la geometría plana.

Fuente: Dibujo del autor.

Diferentes medidas de la constante de Hubble daban resultados no concordantes, pero prácticamente todos los astrónomos estaban de acuerdo en que su valor había de estar en el rango de 50-100 km/s/ Mpc. En lo que se refiere al valor de omega, las preferencias de los cosmólogos, mayormente basadas en prejuicios geométricos, se inclinaban por el valor $\Omega = 1$, aunque bastantes

medidas de la densidad del Universo que incluían galaxias, gas en cúmulos y gas en el medio intergaláctico indicaban con bastante claridad que $\Omega < 1$.

Dos grupos diferentes de astrónomos internacionales decidieron emprender de modo independiente un programa de observación que podía resolver, de una vez por todas, el problema de la medida de los parámetros que fijaban la geometría del Universo, y decidir por fin cuál sería su destino final: la vuelta a la singularidad o la muerte fría en una expansión infinita. Para lograr este objetivo volvieron a una de las ideas de Fritz Zwicky: la posibilidad de que algunas explosiones de supernovas, estertores finales de la evolución de las estrellas masivas, pudieran funcionar como candelas estándar que permitieran estimar con gran precisión la distancia a la que se encontrasen.

¿Cómo funciona esta idea? Es bastante simple de entender, aunque mucho menos simple de llevar a la práctica. Recordemos que cuando hablamos de la evolución estelar vimos que existían ciertos umbrales de masa que una estrella debía superar para poder alcanzar nuevas reacciones nucleares. Si no se alcanza uno de esos límites, la estrella agota su combustible y poco a poco se apaga, convirtiéndose en una enana blanca. Así ocurre con objetos estelares que al terminar la fase en la que crean carbono y oxígeno no pueden arrancar la siguiente fase de las reacciones, dejando un «cadáver» frío de cerca de 1,3 veces la masa del Sol. Pero, en ocasiones, si la estrella original formaba parte de una pareja (muchas estrellas forman parte de binarias o sistemas múltiples), puede ocurrir que este cadáver atraiga poco a poco materia de la estrella vecina. Este nuevo material se deposita lentamente en la estrella fría, y hace que crezca su masa. Cuando la masa alcanza el umbral de ignición de las reacciones nucleares ($\sim 1,38$ veces la masa del Sol) se produce un encendido repentino de la estrella y una explosión de supernova. Este tipo particular de supernovas que ocurren tras una larga fase de aparente muerte estelar se conocen como *supernovas de tipo Ia*.

Dado que este proceso de ganancia de masa se produce poco a poco, el momento de la explosión se da cuando la estrella tiene un valor de la masa muy preciso, lo que hace que pueda considerarse que todas las supernovas de este tipo son casi idénticas entre sí. De hecho se han observado muchas de ellas y, salvo ligeras correcciones, se ha visto que tanto sus espectros como las curvas de luz que recogen su evolución en el tiempo son muy parecidos. Por tanto, es posible utilizar las observaciones de explosiones de este tipo para estimar distancias con gran precisión.

En cierto modo, reconocer una explosión estelar como una supernova de tipo Ia es como «leer su etiqueta» y así saber la energía exacta que ha liberado. Conociendo esta energía y comparándola con la que recibimos en la Tierra, de modo inmediato podemos aplicar la ley del cuadrado inverso de la distancia y calcular con gran precisión la distancia a la que se encontraba la estrella que explotó. Combinando estas distancias con las medidas de corrimiento al rojo que observamos en el espectro de cada una, lo que obtenemos es una estimación de a qué velocidad se ha ido expandiendo el Universo en cada época. Es como si pudiéramos medir la constante de Hubble en diferentes épocas de la historia cósmica, y gracias a ello, calcular cuánto se ha ido frenando la expansión por acción de la gravedad.

Ésta fue la tarea a la que se dedicaron los dos grupos a los que hacíamos referencia: uno de ellos era el *High-Redshift Supernova Search Team* (HZT) dirigido por Brian Schmidt y Nicholas Suntzeff, que incluía astrónomos en Estados Unidos, Australia, Chile y Europa; y el otro el *Supernova Cosmology Project*, dirigido por Saul Perlmutter y con miembros en Australia, Chile, Francia, Portugal, España, Suecia, Estados Unidos y el Reino Unido. Ambos basaron en parte sus resultados en un programa anterior en el tiempo,¹⁰ el proyecto Calán/Tololo, dirigido por Mario Hamuy y José Maza en la Universidad de Chile, y Mark Phillipps y (de nuevo) Nicholas Suntzeff en el Observatorio Interamericano de Cerro Tololo en Chile.

En dos estudios publicados de forma independiente en 1998 y 1999¹¹ se anunció un resultado absolutamente inesperado, que entró de forma inmediata en la historia de la cosmología y valió el premio Nobel de Física de 2011 para Riess, Schmidt y Perlmutter. Tras medir cuidadosamente los espectros de casi 100 supernovas de tipo Ia, no se detectó la tasa de frenado en la expansión del Universo que se esperaba medir. Al contrario, las observaciones mostraban que la expansión está acelerándose, es decir, la velocidad de expansión crece con el paso del tiempo. No sólo la gravedad no es suficiente para frenarla, sino que ha de existir algún «ente» (de naturaleza completamente desconocida) que actúa a modo de «antigravedad», provocando esta aceleración cósmica global.

A estas alturas el lector recordará que cuando hablamos por primera vez del modelo cosmológico, la expansión y las ecuaciones de Einstein, comentamos cómo el físico alemán había

introducido una constante cosmológica Λ que actuaba a modo de fuerza repulsiva, con el objetivo de mantener el equilibrio en el Universo. También recordamos cómo Einstein la había considerado «el mayor patinazo de su carrera», y señalamos que al cabo de casi un siglo la constante cosmológica retornaría a la primera fila. Pues bien, ya lo ha hecho: desde que los estudios de supernovas la confirmaron la aceleración del Universo, la existencia de una constante cosmológica es el principal sospechoso para causarla.

Una forma simplificada de escribir la ecuación de campo de Einstein es la siguiente: $G_{\mu\nu} + g_{\mu\nu} \Lambda = 8\pi T_{\mu\nu}$, donde la parte izquierda de la ecuación recoge los términos que describen la geometría del espaciotiempo, y la parte derecha recoge su contenido de materia-energía. Como señaló el cosmólogo americano John Wheeler, la ecuación de Einstein se puede resumir diciendo que «el espacio-tiempo le dice a la materia cómo debe moverse, y la materia le dice al espacio-tiempo cómo debe curvarse». Es importante señalar que el término $g_{\mu\nu} \Lambda$, que representa la presencia de la constante cosmológica, puede aparecer en la parte izquierda, actuando como una propiedad geométrica del Universo, o en la parte derecha. En este último caso actuaría como una componente física del Universo, un tipo de energía con una presión asociada que se comporta de modo anómalo: mientras que para un gas la densidad y la presión se reducen cuando el volumen aumenta (si mantenemos constantes la cantidad de gas y su temperatura), la energía oscura actúa de modo tal que a pesar de que el Universo se expande, lo hace con una densidad constante.

En el apartado anterior hemos visto que la materia oscura representa un problema doble: no sólo no la vemos sino que, lo que es peor, no sabemos el tipo de partícula que puede ser responsable de su presencia. Los astrónomos dependemos de los físicos de partículas, o de los físicos teóricos, que puedan sugerir algún tipo exótico de partícula fuera de las que conocemos en la actualidad, y aún más importante, que puedan encontrar pruebas de su existencia. De forma análoga, la energía oscura representa un problema de enorme magnitud: no conocemos, en todos los campos de la física, ningún ente (partícula, fuerza, campo, energía) que tenga las propiedades que se asignan a este fenómeno. Se ha sugerido en ocasiones que la energía propia del vacío (una característica de la mecánica cuántica) podría tener propiedades similares en algunos aspectos a la energía oscura. No obstante los cálculos detallados que se han llevado a cabo dicen que, en el mejor de los casos, hay un desfase de ~ 120 órdenes de magnitud entre la magnitud que se obtiene y las observaciones —un margen de error que no permite demasiada confianza en la validez de esta hipótesis—. Una vez más se demuestra que hay aún muchas preguntas sin responder, y mucho espacio abierto a la investigación.

Oscilaciones bariónicas

El último gran evento que ha sacudido el modelo de la Gran Explosión es el descubrimiento de unos «restos fósiles» que datan de la misma época de la que proviene el fondo cósmico de microondas, pero que podemos ver reflejados en la distribución actual de la materia. Estos fósiles se llaman oscilaciones acústicas bariónicas (*baryon acoustic oscillations*, o por sus siglas en inglés, BAOs).

Recordemos la etapa del Universo que se conoce como época del desacoplamiento, aquel momento cuando por primera vez se unieron electrones y protones para formar átomos de hidrógeno, de modo que el Universo pasó de modo repentino de ser un plasma formado por partículas cargadas (en el que los fotones y la materia interactuaban de modo continuado) a ser un gas neutro y transparente a través del cual la luz podía moverse con libertad. En ese momento, cuando el Universo tenía aproximadamente 380.000 años de edad, se produjo la recombinación, y los fotones que en ese instante se liberaron de la materia han viajado libremente hasta nuestros días y forman el fondo cósmico de microondas.

De las observaciones de ese fondo cósmico hemos aprendido que el plasma que existía antes de la recombinación no era exactamente homogéneo: algunas zonas eran ligeramente más densas que el promedio, y otras eran algo menos densas. Esas ligeras diferencias en densidad habían ido aumentando con el paso del tiempo, partiendo de mínimas inhomogeneidades posiblemente resultantes de fluctuaciones cuánticas en la mezcla inicial, para poco a poco atraer a más materia procedente de sus alrededores.

Es interesante pensar en las condiciones físicas imperantes en aquel momento y cómo afectaban a la materia. Ésta tenderá a caer hacia el centro de cada zona densa, pero la propia

densidad de materia y de radiación (recordemos que ésta interacciona fuertemente con la materia antes del desacoplamiento) le impedirá colapsar más allá de cierto punto. La materia caliente y densa producirá una presión hacia el exterior, y en cierto modo un «rebote» que hará que la densidad se reduzca y la temperatura baje en el interior de esa zona. Este proceso hará que se inicie de nuevo el colapso y, de este modo, se producirá un ciclo de «compresión + calentamiento» «rarefacción + enfriamiento» que se repetirá de modo periódico mientras materia y energía sigan mutuamente acoplados. Se comportará de modo similar a como lo hace una onda de sonido que se desplaza por el aire, y por ello se conoce a este fenómeno como *oscilaciones acústicas bariónicas*: ondas oscilantes de presión, similares al sonido, que alteran la distribución de bariones.

En el momento en que se produzca el desacoplamiento se perderá la causa que provoca las oscilaciones, y en cada una de esas zonas quedará «impresa» en el Universo una escala característica, que corresponde al tamaño de la zona oscilante en el momento exacto del desacoplamiento. La escala que de hecho se repetirá como la más habitual o característica corresponde al radio del Universo observable en el momento $t = 380.000$ años. Ese radio correspondía aproximadamente a unos 450.000 años-luz en aquel momento, que a fecha de hoy, a causa de la expansión del Universo, se han convertido en aproximadamente 150 Mpc (o lo que es lo mismo, 500 millones de años-luz).

Esta escala de referencia ha quedado impresa para siempre en el Universo. Podemos verla en los mapas del fondo cósmico de microondas, donde se detecta como señal de exceso en la correlación de la intensidad o la temperatura. Corresponde en esos mapas a un tamaño angular aproximado en el cielo de un grado, y se observa efectivamente en los mapas del fondo de microondas como la escala característica de las «manchas» frías y calientes.

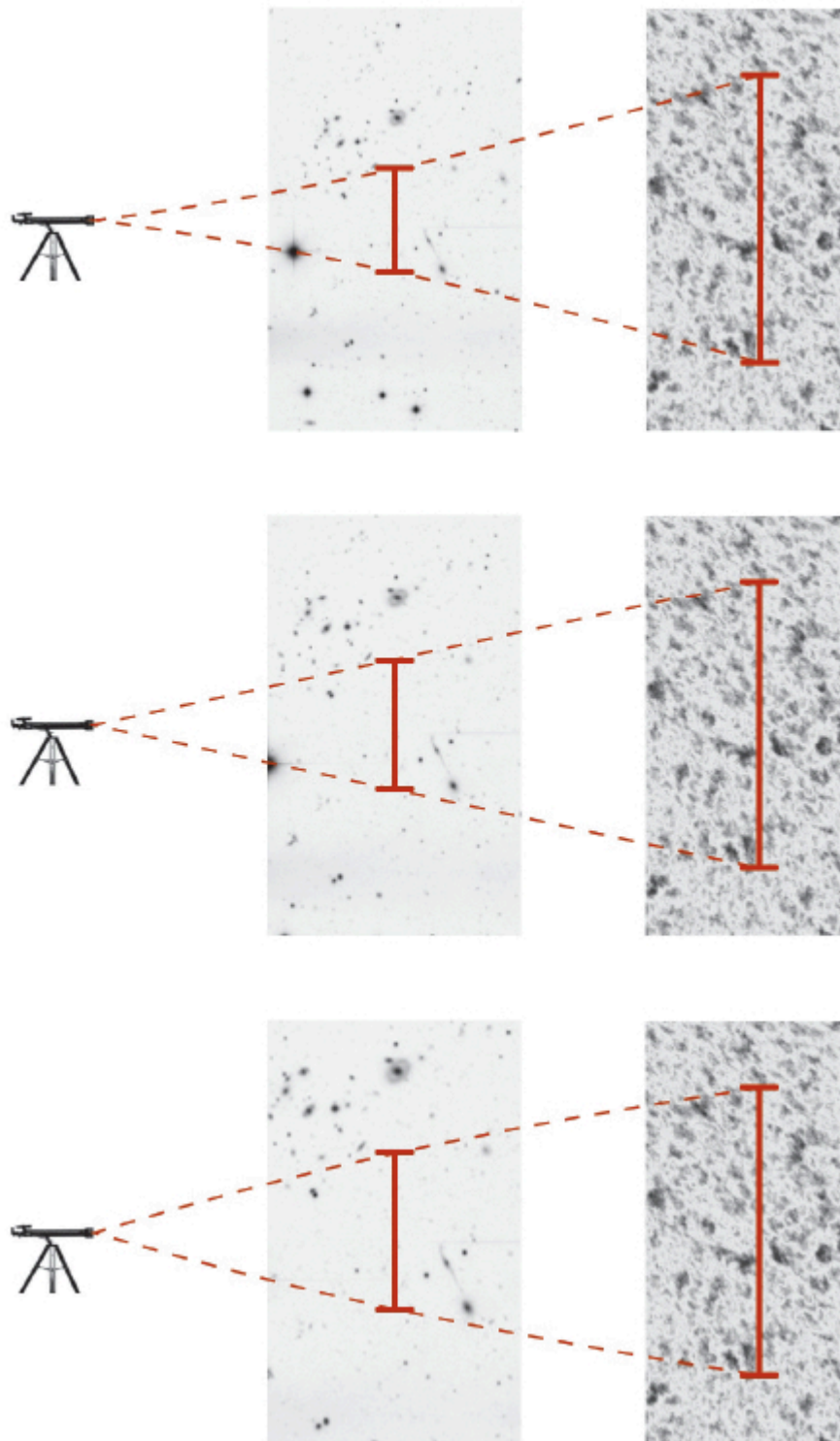


FIGURA 1.6. Descripción gráfica de la observación de las oscilaciones acústicas bariónicas en el fondo cósmico de microondas (a la derecha) y en la distribución de galaxias en el Universo cercano (en el centro). La figura representa cómo al detectar la misma escala física en los dos diferentes regímenes permite distinguir de modo inmediato un Universo con geometría abierta (arriba) de uno plano (centro) o uno cerrado (inferior). Los datos reales coinciden con el caso del diagrama central con gran precisión. *Crédito: El autor, a partir de una imagen de galaxias del ALHAMBRA Survey y el mapa del fondo cósmico de ESA/Planck Collaboration.*

Vamos a utilizar un nuevo símil. Imaginemos que se lanza una piedra en un lago cuya superficie está perfectamente tranquila. Veremos una onda circular que se genera en el punto en el que la piedra se hunde, y que se expande de modo radial con el tiempo. Si en un momento dado la superficie del lago se congelara de modo repentino, conservaría esa disposición de ondas concéntricas como recuerdo de la caída de la piedra, con un radio máximo que sería directamente proporcional al tiempo entre la caída de la piedra y el momento de la congelación. Si en vez de una sola piedra lanzáramos un montón de gravilla, la imagen sería mucho más complicada, pero seguirían quedando «estampados» en la superficie congelada muchos círculos del mismo radio: aunque ciertamente no sería inmediato el poder verlos, sí que un estudio estadístico detallado

encontraría que a esa escala de tamaños la distribución de materia presentaría un comportamiento peculiar.

Lo mismo ocurre con la distribución de materia en el Universo. Desde el mismísimo origen existieron pequeñas inhomogeneidades en ella, y éstas dieron lugar a ondas de presión/densidad que se desplazaron en tres dimensiones por el medio, compuesto de materia y radiación, a la velocidad del sonido. Tras 380.000 años la materia y la radiación se separaron, y estas ondas con forma de coronas esféricas quedaron «congeladas» a una distancia igual a la que habían viajado hasta ese momento. Hoy podemos observar esa escala (el tamaño del horizonte cósmico en el momento de la recombinación) en los mapas del fondo cósmico de microondas.

Pero hay más. Esas superficies esféricas contienen ligeras sobredensidades en comparación con el resto del Universo. Es un efecto muy sutil, pero según se fueron formando las estructuras (galaxias, cúmulos, supercúmulos...) a lo largo de la historia del Cosmos, esas zonas fueron lugar preferente donde iban apareciendo y «aparcando» las galaxias. Es como si esperáramos que alrededor de cualquier zona densa del Universo, a una distancia definida, pudiéramos encontrar una corona esférica donde la densidad de galaxias es también ligeramente superior a la media. Es necesario insistir en que es un efecto extremadamente tenue, y para detectarlo ha sido necesario utilizar catálogos que contienen posiciones muy precisas de decenas de miles de galaxias repartidas en enormes volúmenes del cielo. Pero en el año 2005, y de modo simultáneo, los científicos responsables de los dos mayores cartografiados de galaxias que se habían realizado hasta la fecha anunciaron la detección de este *pico bariónico* en la distribución de galaxias. Daniel Eisenstein (entonces en el Observatorio Steward de Arizona) y sus colaboradores del *Sloan Digital Sky Survey* por un lado,[12](#) y Shaun Cole (de la Universidad de Durham) y su equipo del *Two-Degree Field Galaxy Redshift Survey* por otro,[13](#) emplearon diferentes métodos para detectar un «pico» en la distribución actual de las distancias entre galaxias, marcando claramente la distancia de 150 Mpc. Desde entonces otros proyectos han detectado esta estructura a la misma escala local, por ejemplo el *6dFGS* o *WiggleZ*, o incluso utilizando marcadores de estructura completamente diferentes en el Universo a un *redshift*[14](#) intermedio entre nuestro Universo local y la época del desacoplamiento.[15](#)

Cabe preguntarse cuál es exactamente el interés de esta medida, y por qué se ha convertido en la máxima ambición de un conjunto de proyectos tanto actuales como próximos en el tiempo. Pues bien, la razón es que al igual que hemos hablado de «candelas estándar» que nos permiten medir distancias con precisión, la observación de la escala del pico bariónico actúa como una «regla estándar», algo de lo que hasta ahora carecíamos en cosmología. La idea es que la escala física observada en el fondo de microondas (a *redshift* $z \sim 1.100$) es exactamente la misma que la que observamos en los datos de los cartografiados cósmicos de nuestro Universo local (a $z \sim 0,1$) o en algunos casos a *redshift* intermedio ($z \sim 2,5$, como en el caso de BOSS). El hecho de saber que la escala física (su tamaño real en unidades de longitud) es la misma nos permite comparar sus tamaños angulares (su tamaño aparente en el cielo) en función del *redshift*, y con ello medir de modo directo y extremadamente limpio la geometría subyacente del Universo. La mejor información sobre una de las características básicas del modelo geométrico del espacio-tiempo, su condición de espacio abierto, plano o cerrado, proviene de la combinación de estas observaciones.

Cosmología de precisión

La combinación de todas las observaciones que hemos descrito en los capítulos anteriores (la velocidad a la que se expande el Universo, su composición química, los ecos de la explosión inicial que observamos en el fondo cósmico de microondas, la presencia de materia oscura, las observaciones que indican que la expansión es acelerada y la detección del pico bariónico en la distribución de materia en diferentes épocas) nos permite sostener un modelo cosmológico que se caracteriza sobre todo por el hecho de que el origen del Universo se encuentre en una singularidad densa, caliente y localizada en el tiempo.

Sólo en los últimos veinte años, aproximadamente, ha sido posible medir las magnitudes relacionadas con el modelo con suficiente precisión como para poner límites muy estrictos a sus parámetros más importantes. Así hablamos hoy de un modelo de Universo llamado Λ CDM, que consigue encajar todas las observaciones de que disponemos, pero a un cierto precio, que algunos consideran excesivo.

Las siglas Λ CDM corresponden al acrónimo inglés (¡y griego!) de *Lambda Cold Dark Matter*, es decir, «Lambda y Materia Oscura Fría», donde la letra griega Λ (lambda) simboliza la constante cosmológica, y la referencia a que la materia oscura es «fría» se refiere a que las partículas que la forman no se mueven a velocidades relativistas; es decir, su velocidad típica es muy inferior a la velocidad de la luz. En principio, la principal consecuencia de este hecho es que este tipo de materia tiende a agruparse formando grandes halos y estructuras, que son las que se forman en primer lugar y sirven de armazón sobre el que se monta la estructura de la materia visible.

Los valores del modelo

Combinando todas las observaciones disponibles hasta la fecha los cosmólogos han podido medir los parámetros más importantes del modelo, que tienen los valores siguientes (acompañados de una estimación de su grado de incertidumbre):[1](#)

Edad del Universo	13.798 ($\pm$ 37) Ma
Constante de Hubble H_0	67.80 ($\pm$ 0,77) km/s/Mpc
Constante cosmológica Ω_Λ	0,692 ($\pm$ 0,010) en unidades de la densidad crítica
Cantidad de materia Ω_m	0,308 ($\pm$ 0,010) en unidades de la densidad crítica
Cantidad de bariones $\Omega_b h^2$	0,02214 ($\pm$ 0,00024) en unidades de la densidad crítica

Debe señalarse que en estos cálculos se asume que la densidad total del Universo es la crítica, es decir, la suma total de la materia y la energía es exactamente $\Omega_m + \Omega_\Lambda = 1$, o lo que es lo mismo, que el Universo tiene curvatura nula: $\Omega_K = 0$. La decisión de considerar solamente modelos planos no es un capricho: existe una base teórica que sostiene esta preferencia, el modelo inflacionario del que hablaremos en breve. Además, las observaciones del pico bariónico tanto en el fondo de microondas como en la distribución de galaxias cercanas refuerzan intensamente esta elección: si permitimos que Ω_K sea un parámetro libre se obtiene un valor ínfimo y perfectamente compatible con cero: $\Omega_K = -0,001 \pm 0,006$.

El futuro de nuestro pasado

Prácticamente hemos terminado nuestro paseo por el origen del Universo. Hemos recorrido la historia de la cosmología durante el siglo xx y los inicios del siglo xxi, aprendiendo cómo los avances en diferentes áreas de la física y los adelantos tecnológicos y de computación han permitido que esta disciplina pasara de ser una rama de la filosofía a una de las ciencias que más rápidamente avanza en nuestros días.

Para ello hemos decidido presentar los descubrimientos y los adelantos en nuestro conocimiento de las primeras fases de la historia del Cosmos de modo casi cronológico. Por tanto, puede ocurrir que en algunas ocasiones se obtenga la impresión de un avance lineal, en el que todos los pasos están muy claros y cada uno lleva al siguiente de modo, si no fácil, sí directo. Nada más lejos de la realidad: el avance de la ciencia es, en muchos casos, resultado de múltiples ensayos y errores, de inspiraciones repentinas, o de soluciones audaces a problemas que se mantienen aparentemente irresolubles durante años.

En este capítulo hablamos del futuro en dos vertientes diferentes. Por un lado, presentamos algunos de los principales problemas que aún se mantienen abiertos en el modelo de la Gran Explosión, y otros que creemos que han sido resueltos adecuadamente pero de cuya solución no tenemos todavía pruebas irrefutables, en la esperanza de que nuestro conocimiento rellene poco a poco las muchas lagunas que aún existen. Por otro lado, aprovecharemos el último apartado para dar algunas pinceladas acerca de cuál es el futuro que espera a nuestro Universo a muy largo plazo, a pesar de que las incertidumbres son ciertamente muy grandes. Quién sabe en cuántos años se podrá escribir un nuevo libro sobre los «Orígenes», donde todas estas cuestiones queden definitivamente resueltas.

Problemas pendientes

Hemos hablado ya en un apartado anterior sobre el problema de la materia y la antimateria en el Universo. Explicamos que para cada partícula del modelo estándar existe una antipartícula, con la misma masa pero carga eléctrica invertida. Si una partícula y su correspondiente antipartícula se encuentran, ambas desaparecen en un fogonazo de energía que produce (habitualmente) dos fotones cuyas energías corresponden a la conversión de la masa de las partículas originales según la conocida fórmula de Einstein $E = mc^2$.

Es un principio básico de la física que las reacciones que implican partículas y antipartículas son completamente simétricas. De hecho, entrando en detalle, se esperaría intuitivamente que una transformación que intercambiara todas las partículas por sus antipartículas correspondientes en un sistema físico fuera perfectamente simétrica. Esto abre la puerta a un problema obvio: si realmente es así, ¿por qué hoy vemos un Universo formado de modo casi exclusivo por materia? ¿Dónde está toda la antimateria correspondiente?

Durante un tiempo se pensó que otras galaxias u otras zonas del Universo podrían estar formadas por antimateria. No obstante, sabemos que el espacio entre las galaxias no está realmente vacío, sino que contiene gas (básicamente hidrógeno) extremadamente poco denso, pero en cantidades suficientes para hacer notable la aniquilación materia-antimateria en cualquier zona de frontera que delimitase dos potenciales áreas que contuvieran sendos tipos de partícula por separado.

Por tanto, el problema persiste: es necesario explicar cómo ha conseguido formarse un Universo que contiene materia. O, de otro modo, si pensamos que la materia y la antimateria deberían haberse aniquilado completamente, encontraremos una forma más moderna de la clásica pregunta existencialista de los filósofos: ¿Por qué hay *algo* en lugar de *nada*?

La explicación que se da hoy en día, y que parece satisfactoria, se basa en observaciones de

física de partículas. Para entenderla debemos conocer la *simetría CP*. Por una parte, la simetría C nos dice que las leyes de la física serían invariantes ante una inversión partícula-antipartícula. Desde el punto de vista cualitativo parece obvio, ya que el hecho de llamar a las cargas «positivas» o «negativas» es una simple convención. El cambio de todas las cargas positivas a negativas, y viceversa, podemos entender que no conllevaría una variación radical en las observaciones físicas. Análogamente, la simetría P nos dice que las leyes serían invariantes ante un cambio de paridad (básicamente una inversión izquierda-derecha). Ni la simetría C ni la P se cumplen en realidad de modo perfecto, pero los físicos habían observado en numerosos experimentos que tiempo atrás que la combinación de ambas (simetría CP) era mucho más fuerte.

En 1964 James Cronin y Val Fitch fueron los primeros en anunciar que habían descubierto reacciones de desintegración de partículas que rompían la simetría CP, un descubrimiento por el que recibieron el premio Nobel de Física en 1980. Desde entonces muchos otros experimentos han descubierto otras partículas y reacciones que tampoco respetan la simetría CP. La importancia de este tipo de asimetrías, aunque sean extremadamente sutiles, es que pueden explicar por qué observamos más materia que antimateria hoy en día a nuestro alrededor. Cualquier proceso que durante las fases más calientes del Universo primordial produjera (aunque fuese de modo marginal) más partículas que antipartículas generaría necesariamente un desequilibrio en el número de ambas. Una vez que la inmensa mayoría de las partículas y antipartículas se aniquilaran mutuamente, lo que quedara se convertiría en la materia que observamos en la actualidad. Hoy en día la mayor parte de los cosmólogos y físicos de partículas consideran que ésta es la explicación válida para el problema del exceso de materia contra antimateria que debió producirse en el Universo primitivo y, por tanto, aceptan este problema como resuelto, aunque ciertamente pendiente de los detalles más finos del proceso.

Existe una serie de problemas en el modelo cosmológico que a veces se presentan en conjunto, de modo simplificado, como «problemas numerológicos». Son cuestiones difíciles de explicar, relacionadas con los valores concretos que se observan para algunos de los parámetros. Por ejemplo, da la casualidad de que vivimos en una época del Universo en la que el valor de la densidad de materia-energía y la densidad de energía oscura son del mismo orden: $\Omega_m \sim 0,3$, $\Omega_\Lambda \sim 0,7$. Recordemos que la densidad de energía oscura es constante y no varía con la expansión, mientras que la densidad de materia-energía se comporta del modo esperado, y cae rápidamente con la expansión del Universo. Así, hace unos miles de millones de años se cumplía $\Omega_m \gg \Omega_\Lambda$, mientras que dentro de unos miles de millones de años en cambio se tendrá $\Omega_m \ll \Omega_\Lambda$. Algunos cosmólogos se sienten incómodos con este hecho ya que parece señalar nuestra propia época como algo particular en el transcurso de la historia. De ser así se rompería el venerado *principio de mediocridad*, que afirma que nuestro lugar en el Universo no tiene nada de especial.¹

De modo similar, hemos determinado ya al hablar sobre los valores de los parámetros cosmológicos que el Universo es, hasta la mayor precisión que podemos medir, plano. Es decir, su geometría es euclidiana y la densidad de materia que contiene es idénticamente igual a la densidad crítica. Es muy evidente que si se piensa en detalle, éste es un resultado extraño. Dicho de modo sencillo, existen infinitos valores posibles para la densidad de un universo abierto (cualquier $0 < \rho < 1$) y también infinitos para un universo cerrado (cualquier $\rho > 1$). Esto hace parecer extremadamente casual (o quizás un signo de «algo») el hecho de que la densidad aparente tener exactamente el valor crítico, como notó el astrónomo Robert Dicke ya en 1969 y se ha comprobado con los datos más recientes (recordemos que la curvatura es $\Omega_K = 1 - (\Omega_m + \Omega_\Lambda) = -0,001 \pm 0,006$). El problema es aún más serio si se tiene en cuenta que la dinámica de las ecuaciones que rigen la evolución del Universo hace que cualquier desviación relativa a la planitud geométrica sólo puede crecer. Es decir, numéricamente podemos decir que si hoy vemos un Universo que es perfectamente plano con una precisión mejor que el 1 %, tuvo que ser plano hasta una parte en 1062 en la *época de Planck*. Por lo tanto, definitivamente necesitamos una explicación que nos permita entender cómo se generaron valores tan exageradamente cercanos al límite crítico.

Además, cuando describimos la naturaleza del fondo cósmico de microondas dijimos que una de sus características principales es la homogeneidad, observada a todas las escalas. Si exceptuamos las mínimas irregularidades que hicieron de semilla para las estructuras que hoy observamos (inhomogeneidades muy pequeñas, del orden de una parte en cien mil) y la distorsión a gran escala

que viene dada por el dipolo producido por el movimiento de la Tierra y la Galaxia, el fondo cósmico de microondas se observa homogéneo e isótropo.

Hay un detalle referente a esta homogeneidad que no hemos comentado. Supongamos que desde nuestra posición miramos a un punto del cielo en el cenit, tal como se ve en el rango de las microondas, y lo llamamos punto *A*. Al mismo tiempo miramos hacia el punto que se encuentra en nuestro nadir, ² y lo llamamos punto *B*. Usamos el cenit y el nadir como referencia, pero valdrían exactamente igual para nuestro ejemplo cualquier par de puntos que estén diametralmente opuestos. Como hemos explicado con el símil de la «superficie del último grito», sabemos que esos puntos pertenecen a nuestra «esfera de última dispersión», son puntos de los cuales salieron hace 13.800 Ma los fotones que nos llegan ahora. Esos puntos forman parte de nuestro Universo observable, de hecho, se hallan justo en su límite. Precisamente por eso es claro que ninguno de ellos puede formar parte del Universo observable del otro punto: la luz no ha podido viajar desde *A* hasta *B* (ni al revés) en el tiempo de vida del Universo. Por otra parte, nuestras observaciones del fondo cósmico de microondas nos dicen que *A* y *B* tienen exactamente las mismas condiciones de presión y temperatura, dentro de una precisión de una parte en 100.000, es decir, se encuentran en equilibrio.

Los físicos saben que la mejor forma de conseguir que dos objetos estén en equilibrio es ponerlos en contacto. Por tanto, visto que todos los puntos que observamos en la imagen del fondo cósmico de microondas (incluidos por supuesto *A* y *B*) están en un estado de igual temperatura, podemos asumir como explicación más sencilla el hecho de que en algún momento del pasado todos ellos estuvieron en contacto.

Pero, dentro del modelo sencillo que hemos utilizado hasta ahora, estos últimos dos hechos representan una contradicción flagrante: los puntos *A* y *B* de nuestro ejemplo han debido de estar en contacto en el pasado para lograr un equilibrio térmico pero, por otra parte, ni ahora ni nunca en el pasado cada uno de ellos ha formado parte del Universo observable del otro. ¿Cómo podemos resolver esta aparente paradoja?

La inflación cósmica como solución

El modelo inflacionario es un añadido al modelo de la Gran Explosión, primeramente sugerido por Alan Guth y Andrei Linde en 1980. Este modelo postula que en una fase muy temprana de la historia del Cosmos éste atravesó una fase de crecimiento exponencialmente rápido. Se supone que ésta fue una fase extremadamente breve (arrancó a $t \sim 10^{-36}$ segundos, y terminó aproximadamente a los 10^{-32} segundos). En este tiempo el espacio se habría desplegado a gran velocidad, creciendo aproximadamente en un factor 10²⁶, un crecimiento que convertiría el radio de un núcleo de hidrógeno en la mitad de la distancia de la Tierra al Sol. Esta fase inflacionaria tendría la ventaja de eliminar dos de los problemas principales que acuciaban al modelo del Big Bang.

Por una parte, el crecimiento exponencial durante la fase inicial del Universo debió tener el efecto de «estirar» y «aplanar» la geometría original. De un modo más formal, durante la inflación el factor $(\Omega-1)/\Omega$ tiende muy rápidamente a cero, de modo que sea cual sea el valor original de la curvatura Ω , ésta se acerca a uno durante el proceso. Éste es tan eficiente que en algunas versiones la diferencia $(\Omega-1)$ es un número menor que 10⁻⁶² una vez que la fase inflacionaria ha terminado. Como comentamos anteriormente, éste es precisamente el orden de magnitud que se observa. La inflación cósmica actuó como una «plancha», capaz de alisar cualquier curvatura, arruga o irregularidad inicial en la geometría del Universo.

En segundo lugar, recordemos que dos puntos que se encuentren, por ejemplo, en extremos opuestos de nuestro horizonte de sucesos no habrían tenido en principio oportunidad de estar en contacto físico en ninguna época del pasado y por consiguiente no deberían estar en equilibrio térmico. Sin embargo, si el volumen que hoy ocupa nuestro Universo observable pasó por una fase en la que su radio creció un factor 10²⁶ en una mínima fracción de segundo, es fácil entender que a todo el Cosmos a nuestro alrededor le pasó lo mismo. Por tanto la esfera del Universo observable fue, en los primeros instantes de su historia, mucho más pequeña aún de lo que le correspondería. Toda ella, y parte del resto del Cosmos a su alrededor, podían ciertamente encajarse en una esfera de radio suficientemente pequeño como para haber estado en contacto causal y alcanzar el

equilibrio térmico antes de la inflación. Cuando la inflación arrancó hizo que esa esfera se extendiera a un volumen mucho mayor, «empujando» a gran parte del espacio al exterior de la esfera observable. Ésta es la situación en la que observamos hoy nuestro entorno.

Aunque la teoría de la inflación puede resolver el problema del horizonte y el de la planitud, genera otro problema: la forma que los teóricos han propuesto para generar una expansión de este tipo implica una rotura espontánea de simetría en un campo global que permearía el Universo (el *campo inflatón*) el cual, al sufrir un cambio de fase y liberar por ello una enorme cantidad de energía, provocaría la etapa inflacionaria en el Universo primitivo. Este campo llevaría aparejada una partícula que los físicos no han descubierto aún, y algunas de cuyas propiedades no están todavía bien definidas.

En abril del año 2014, un grupo internacional de astrónomos que operaban en el Polo Sur el instrumento BICEP2 (*Background Imaging of Cosmic Extragalactic Polarization 2*) realizó un anuncio espectacular e inesperado: habían detectado en sus imágenes del fondo cósmico de microondas señales inequívocas de polarización en modos B. Explicar en detalle qué significa eso está ciertamente más allá del alcance de nuestro libro. Sirva señalar que la polarización es una de las magnitudes que se pueden medir en la luz visible (y en cualquier radiación electromagnética). De modo gráfico podemos pensar en ella como en la dirección en la que gira el plano de vibración de las ondas luminosas al tiempo que avanzan. La luz puede no estar polarizada (las ondas del mismo haz no se comportan igual, si no que cada una viaja «a su aire»), estarlo en un ángulo concreto, o con una dirección preferente (luz polarizada «a la izquierda» o «a la derecha», por ejemplo). El uso de filtros polarizados permite el paso de algunos tipos de luz polarizada a la vez que impide el paso de otros: por ejemplo podemos filtrar la luz «polarizada a la derecha» y la «polarizada a la izquierda» aunque viajen juntas. Muchas veces hemos utilizado esta propiedad de la luz sin ser conscientes de ello: unas gafas de sol polarizadas se usan para eliminar molestos reflejos (lo explicaremos en un momento) y las gafas 3D de los cines modernos usan plásticos polarizados de modo que dejan pasar diferentes haces a cada uno de los ojos, con lo que se logra el efecto estereoscópico.

Es crítico señalar que algunos fenómenos físicos favorecen o provocan la emisión de luz polarizada en modos determinados. Un fuerte campo magnético en el emisor, por ejemplo, puede provocar que el haz de luz sea polarizado. Una emisión puramente térmica, como la de una bombilla incandescente, por el contrario, está totalmente desordenada y no presenta polarización neta. La luz reflejada en una superficie se polariza intensamente, y por ello precisamente las gafas de sol polarizadas son muy útiles para conducir, navegar, o esquiar: pueden evitarnos los molestos reflejos del sol en el agua, la nieve, o la superficie de otros coches.

Si el lector tiene un par de gafas de cine 3D o un filtro polarizador de fotografía a mano puede hacer un sencillo experimento. Póngase unas y mire a través de un cristal del otro par: alternando un cristal y otro, y girándolos en diferentes ángulos, podrá pasar de la transparencia completa a una casi total opacidad, ya que el ángulo con que la luz polarizada atraviesa uno de los cristales será diferente del permitido por el segundo. Si se alinean, habrá luz que atraviese el par, si son perpendiculares no pasará (casi) nada de luz. Aún más interesante, si tiene una pantalla plana de un ordenador portátil o de sobremesa, ponga las gafas delante de ella y hágalas girar. Muy posiblemente en un cierto ángulo la pantalla que se ve a través de las gafas se quede totalmente a oscuras: la luz que emiten los monitores planos LCD está muy fuertemente polarizada.

Volvamos al fondo cósmico de microondas, cuya radiación está muy poco polarizada. Sin embargo algunos modelos teóricos predicen que, de ser cierto el modelo inflacionario que hemos comentado, las fluctuaciones cuánticas iniciales habrían creado una débil señal de polarización (el llamado *modo B*) a través de las ondas gravitatorias que se propagaron en el medio durante la fase inflacionaria del Universo. Es necesario señalar que esta predicción es absolutamente dramática: se refiere a un suceso ocurrido cuando el Universo tenía una edad aproximada de 10-35 segundos, implica las ondas gravitacionales que nunca han sido detectadas aún, y parte de la idea de las fluctuaciones cuánticas en el vacío como origen de nuestro Universo. Por eso precisamente el anuncio del equipo de BICEP2 fue recibido con piel de gallina por la comunidad astronómica internacional. De confirmarse representaría la ratificación simultánea de tres arriesgadas teorías que se encontraban aún en el limbo de las ideas. Los rumores de premio Nobel empezaron a correr como la pólvora...

Por desgracia, también empezaron a correr comentarios que sembraban dudas sobre el

resultado. En primer lugar, se esperaba que los resultados de Planck sobre polarización del fondo de microondas fueran más precisos que los de BICEP2, pero no eran aún públicos. Los ojos de toda la comunidad se lanzaron sobre los astrónomos de Planck, que se mantuvieron en silencio. En segundo lugar, la señal detectada por BICEP2 era bastante más intensa de la que se esperaba en los modelos. Finalmente, el anuncio de BICEP2 fue hecho en una rueda de prensa, antes de que su trabajo fuera juzgado por pares en una revista científica. Los primeros juicios que aparecieron³ presentaban dudas razonables sobre los cálculos presentados en el artículo.

El problema principal se refería a la calibración de la señal y la eliminación de señales de fondo. Del mismo modo que Penzias y Wilson habían tenido que calcular con mucho detalle todos los fondos posibles en la señal que detectaron con la antena de Holmden en 1964 (y limpiar cuidadosamente restos orgánicos de la familia de palomas allí anidada) para asegurarse de que la señal que detectaban era real, los astrónomos de BICEP2 tuvieron que calcular la intensidad de diferentes fuentes de ruido de fondo para poder evaluar si la señal de polarización detectada provenía del fondo de microondas o no. Por desgracia, no tenían suficiente información para hacer un trabajo completo, y aparentemente su estimación del fondo era demasiado baja.

Casi un año después de la presentación de los resultados, cuando ya los mentideros astronómicos habían reducido la expectación a niveles mucho más bajos, el equipo de Planck presentó su primer análisis de la polarización. No detectaron ninguna señal significativa en los modos B, y toda la intensidad presente era compatible con la esperada de la emisión polarizada del polvo en nuestra propia galaxia. La combinación de sus datos con los datos de BICEP2 mostraba que la señal anunciada era también compatible con ruido de fondo producido por el polvo. Parece ser que, en este caso, los astrónomos se precipitaron al saltar a conclusiones que no estaban verdaderamente apoyadas por los datos disponibles. El sucesor de BICEP2 (sorprendentemente llamado BICEP3) debería tomar sus primeros datos a lo largo de 2015, y otras misiones de microondas desde tierra deberían alcanzar sensibilidades suficientes para estudiar con más detalle la posible existencia de modos B de origen cosmológico en la señal del fondo de microondas. Que el primer intento no haya sido satisfactorio no es óbice para que el potencial del descubrimiento siga siendo apasionante.

El destino final del Universo

Como hemos descrito anteriormente, el Universo ha entrado en una fase de expansión acelerada impulsada por la presencia de una constante cosmológica que actúa al modo de una antigravedad. Si esta observación se confirma (y teniendo en cuenta que cada vez más datos independientes parecen añadirse para sumarle validez), pierde sentido el antiguo debate acerca de si el Universo acabaría sus días en una *muerte fría* inducida por una expansión sin fin, o en un *Big Crunch* provocado por el frenado de la expansión, la subsiguiente compresión, y el regreso de todo el Cosmos a una singularidad.

Cualquier alumno de física de secundaria o bachillerato que haya tenido que estudiar el *movimiento rectilíneo uniformemente acelerado* recordará el inmenso poder de una aceleración constante y continuada. En ausencia de una fricción que se oponga a la fuerza aceleradora, la velocidad crece de modo ilimitado. Evidentemente, la dinámica del Cosmos es un poco más compleja, pero el efecto es el mismo: una vez superada la resistencia de la gravedad no hay ninguna fricción o rozamiento que pueda frenar el efecto de la constante cosmológica, y el Universo se encontrará dentro de unos miles de millones de años en un estado de expansión desbocada. De esta manera todo el Universo, salvo nuestro vecindario más próximo, acabará acelerándose y saliendo de nuestra esfera observable para nunca más volver a ella. El cielo observado por nuestros descendientes en ese futuro increíblemente lejano (hablamos de tiempos en el futuro mucho más largos aún que los 13.800 Ma de edad actual del Universo) estará completamente vacío. Con la excepción de los objetos que formen parte de nuestra propia galaxia y su entorno vecino, no habrá ningún astro que detectar en ningún rango de energías.

Pero ese *vacío cósmico* que nos espera no será sólo debido al efecto de la constante cosmológica. Además debemos recordar que todas las estrellas de masa similar al Sol o superior habrán alcanzado también sus últimas fases de evolución en menos de 10.000 Ma y se habrán convertido en cadáveres estelares (enanas blancas, estrellas de neutrones o agujeros negros). Las

estrellas de masa menor pueden vivir mucho más tiempo, pero su vida es tan aburrida que en cierto modo es como si ya fueran cadáveres estelares desde el momento de su nacimiento: su temperatura es muy baja, emiten muy poca luz, y se apagan de modo extremadamente lento y apenas perceptible, incluso a escalas cosmológicas. También los agujeros negros responsables de los núcleos galácticos activos agotarán los depósitos de gas y polvo que les rodean, y por tanto dejarán de emitir energía. El caso es que progresivamente se irá terminando el gas disponible para crear nuevas estrellas, mientras la materia irá quedando atrapada en todos esos remanentes estelares y el cielo irá apagándose por falta de astros que lo iluminen.

Para completar esta visión catastrófica de nuestro futuro lejano, y desde un punto de vista mucho más local, otros dos detalles: nuestra Vía Láctea y la galaxia de Andrómeda no sólo se acercan una a la otra, como ya hemos señalado. Además están en trayectoria de colisión, que se producirá dentro de aproximadamente 4.000 Ma.⁴ Por si fuera poco, aproximadamente 1.000 Ma después el Sol entrará en la última fase de su evolución, la de gigante roja. Entonces se enfriará y al mismo tiempo sus capas más externas se hincharán de modo extraordinario: ciertamente devorará Mercurio y Venus, y no se sabe con certeza si llegará a englobar también la órbita de la Tierra. En cualquier caso la vida terrestre tal y como la conocemos, si sobreviviera hasta entonces, quedará condenada por el enorme calor producido por la cercanía de la fotosfera solar.

Y al final del origen...

Una vez que el Universo atravesó sus primeras fases llenas de acontecimientos y novedades, tal y como las hemos descrito hasta ahora, los procesos que ocurrieron a continuación fueron relativamente «aburridos», hasta llegar al siguiente origen que nos ocupará en la próxima sección. Tras bajar su temperatura y su densidad en un factor inimaginable y atravesar diferentes transiciones de fase, la materia del Universo se vio abandonada a sí misma, sintiendo exclusivamente el influjo de la gravedad.¹ Las ligerísimas inhomogeneidades (al nivel de una parte en cien mil) que se observan en el fondo cósmico de microondas fueron creciendo poco a poco y acretaando mayores cantidades de materia según pasaba el tiempo, dando lugar a estructuras tan complejas como las que podemos observar hoy: galaxias, grupos, cúmulos y supercúmulos. El mayor de estos supercúmulos fue descubierto en el año 2014, cuando un equipo de astrónomos liderado por Richard Brent Tully (Universidad de Hawái) compiló el mayor catálogo disponible de posiciones y movimientos de galaxias en el Universo cercano para deducir el campo de velocidades subyacente, calcular la distribución de masas necesaria para generarlo y estimar el movimiento futuro de todas las galaxias de nuestro vecindario cósmico. Así se pudo comprobar que las mayores estructuras cercanas que ya se conocían, como los cúmulos de Norma, Centauro o Virgo, y nuestro propio supercúmulo local, forman parte en realidad de una estructura muchísimo mayor aún, que bautizaron con el nombre de *Laniakea*.²

Por lo que sabemos hoy nuestra galaxia, la Vía Láctea, comenzó a formar las estructuras que actualmente forman parte de su disco, barra y brazos espirales hace aproximadamente 10.000 Ma. No es nada fácil fijar con precisión una época para su nacimiento, puesto que muy posiblemente en sus primeras fases no se parecía en nada a la galaxia que hoy conocemos. Según la mayoría de los modelos que se manejan es posible que la Vía Láctea surgiera como una nube de gas y polvo mucho más pequeña, que fue uniéndose a otras nubes similares y que, con el tiempo, se convirtió en el objeto de aproximadamente 10¹¹ masas solares en el que residimos. Lo que podemos decir de su origen y su historia se basa, sobre todo, en la selección y observación de las estrellas más antiguas de nuestro entorno. Ellas han sido las que nos han indicado con sus edades la ya citada estimación de ~10.000 Ma para la edad del disco. En cambio, si seleccionamos estrellas en el halo de la galaxia (la estructura esférica que rodea al disco y el núcleo, e incluye los cúmulos globulares que son los objetos más antiguos que podemos observar), se pueden encontrar objetos cuya edad es comparable a la propia del Universo. Ésta es una de las pruebas que apoyan el escenario en que los primeros objetos en colapsar fueron de tamaño relativamente pequeño, pero formaron estrellas a gran velocidad y de modo muy eficiente. En escalas de tiempo mucho más largas estos primeros entes se unieron para formar otros cada vez mayores, al tiempo que también crecía su complejidad dinámica, hasta formar las delicadas estructuras que observamos hoy en nuestra galaxia y otras galaxias espirales.

Tradicionalmente los modelos de formación y evolución de galaxias han seguido dos líneas diferentes. Una de ellas, conocida como *bottom-up* (de abajo hacia arriba), postula, como acabamos de indicar, que los primeros objetos que se formaron fueron los de menor tamaño. En este caso se podría suponer que múltiples nubes de gas primordial de masas sub-galácticas fueron colapsando debido a la gravedad, y atravesaron las primeras etapas de formación estelar. Posteriormente, ya enriquecidos con metales procedentes de la primera generación de supernovas, estos objetos fueron uniéndose para formar otros objetos cada vez más masivos y complejos, hasta llegar a las galaxias «grandes» que observamos hoy en día.³ Ya en 1998, en colaboración con el astrónomo inglés Simon Driver, utilizamos imágenes profundas tomadas por el Telescopio Espacial Hubble para demostrar que aproximadamente a $z = 1,5$ se producía un cambio en la población de galaxias, de tal modo que antes de esa época (que corresponde aproximadamente a un tercio de la edad del Universo) no se observaban apenas galaxias elípticas ni discos o espirales, sino que las galaxias más masivas eran

objetos irregulares con claros signos de interacciones y colisiones. Este modelo de formación de galaxias en el que el proceso comienza desde los objetos más pequeños, que se van uniendo para formar objetos más grandes, se conoce también como *modelo jerárquico*.

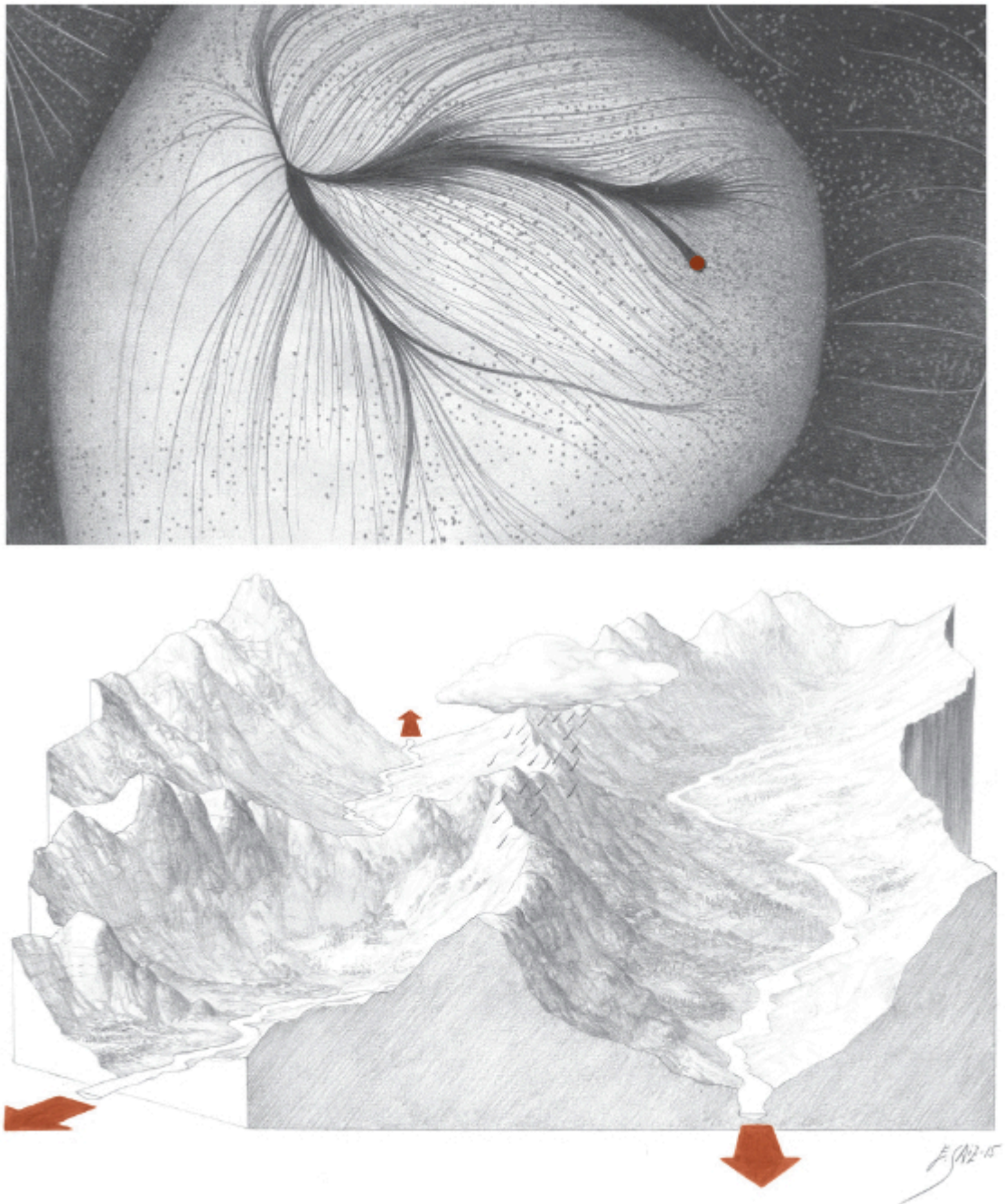


FIGURA 1.7. El panel superior muestra el supercúmulo local de Laniakea, con un punto rojo que marca el lugar donde reside nuestra Vía Láctea. Otros puntos marcan las posiciones de las galaxias utilizadas en el estudio, mientras las líneas señalan las direcciones en que se mueven. Del mismo modo que dos valles se consideran parte de la misma cuenca si el agua que fluye por ellos acaba convergiendo hacia el mismo río (panel inferior), también las superestructuras cósmicas se han definido teniendo en cuenta los movimientos de cada una de las galaxias. © Eduardo Saiz Alonso.

No obstante, durante un tiempo estuvo también en boga el modelo opuesto, el de la formación de galaxias *top-down* (de arriba hacia abajo). En este modelo se asume que los primeros objetos en colapsar fueron enormes nubes de gas, con masas muy superiores a las de una galaxia actual, de las cuales se podrían desgajar fragmentos que a la larga colapsarían para formar las galaxias que observamos ahora. Una versión evolucionada de esta idea es el *modelo monolítico* de formación de galaxias, particularmente aplicado al caso de galaxias elípticas muy masivas. Estos objetos tienen la peculiaridad de presentar poblaciones estelares extremadamente homogéneas, como ocurriría si todas las estrellas de la galaxia se hubieran formado en un único brote intensísimo de formación estelar ocurrido incluso miles de millones de años antes. Existen objetos como éstos que representan

un problema para el relativamente simple modelo jerárquico presentado en el párrafo anterior. Por ejemplo, recientemente nuestros colaboradores Cemile Mersan y Danilo Marchesini han dirigido el estudio detallado de una galaxia elíptica con una masa entre 5 y 10 veces superior a la de la Vía Láctea, observada a *redshift* $z = 3,35$.⁴ El análisis muestra que las estrellas de esta galaxia debieron formarse aproximadamente 400 millones de años antes, y que después de ese intenso estallido de formación la galaxia permaneció en reposo absoluto. Este tipo de objetos pueden ser los progenitores de las galaxias más extremadamente masivas que observamos en la actualidad. Cómo este tipo de entes lograron reunir tan gran cantidad de materia en un espacio de tiempo tan breve y asentarla dinámicamente en un objeto aparentemente en reposo, representa uno de los problemas difíciles de resolver por los modelos de formación y evolución de galaxias.

La mayor parte de la información observacional que tenemos del Universo más lejano ha sido recogida gracias a una serie de grandes proyectos internacionales relativamente recientes. Hasta hace apenas 20 años los astrónomos eran en general trabajadores solitarios o habituados a colaborar en pequeños grupos. Ahora, en cambio, llevados por la complejidad de los programas de observación necesarios, es habitual que formen grandes colaboraciones con decenas o cientos de científicos que participan en el mismo proyecto durante muchos años. En muchos casos (como por ejemplo las sondas WMAP o Planck, o los cartografiados *Two-Degree Field Galaxy Redshift Survey* y *Sloan Digital Sky Survey*, ya mencionados anteriormente) la necesidad de un gran equipo va prácticamente asociada al coste, a la duración y a la dificultad del programa científico.

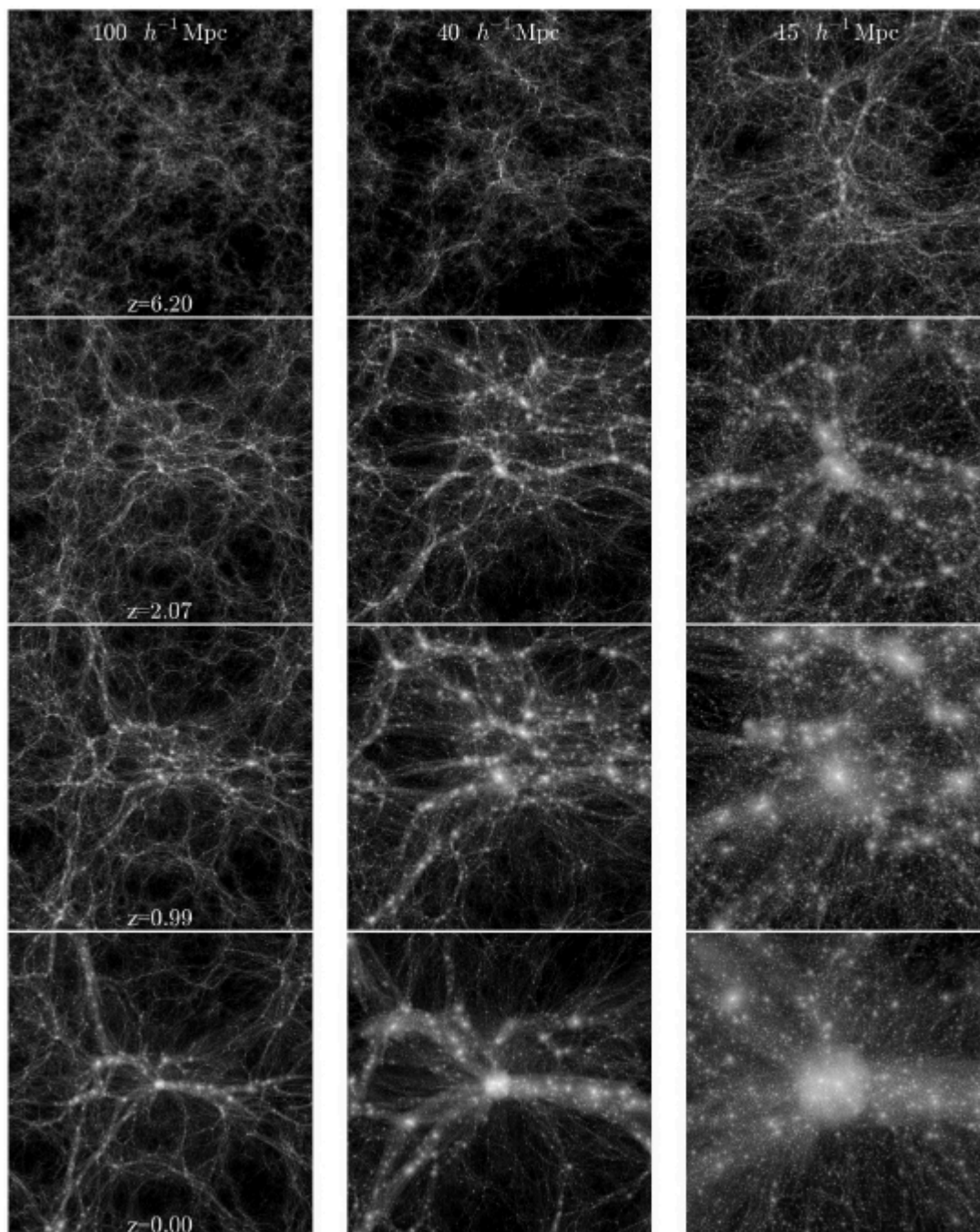


FIGURA 1.8. Imágenes tomadas de la simulación cosmológica Millennium-II. En todas las imágenes se muestra la misma zona del Universo simulado, con un tamaño lateral de aproximadamente 140 Mpc (izquierda), 55 Mpc (centro) y 20 Mpc (derecha) a fin de observar los detalles en diferentes escalas. Además la evolución temporal corresponde, desde la fila superior a la inferior, a edades del Universo de 0,9; 3,3; 5,9 y 13,8 billones de años.

Crédito: Millennium-II Simulation: M. Boylan-Kolchin, V. Springel et al. / Max Planck Institute for Astrophysics.

Una vez que hemos presentado brevemente los rudimentos de la teoría de formación y evolución de galaxias debemos señalar la importancia vital que ha tenido y tiene en este campo el desarrollo de *simulaciones computacionales de N cuerpos* cada vez más elaboradas. Estos «experimentos informáticos» consisten en programas extremadamente optimizados que corren sobre plataformas de supercomputación para reproducir el proceso real de crecimiento de estructuras en el Universo. Las simulaciones parten de unas condiciones iniciales similares a las que se esperan en el caso del Big Bang a partir de las observaciones del fondo cósmico de microondas e incluyen (como mínimo) la interacción gravitatoria con el máximo grado de precisión. En el caso más básico se sigue exclusivamente la trayectoria y destino de la materia oscura, ya que ésta siente únicamente la atracción gravitatoria y es, por tanto, mucho más fácil de modelizar. La materia normal necesita un tratamiento más complejo en cuanto alcanza una densidad mínima, ya que en el mundo real se producen no linealidades que llevan al colapso de estructuras, procesos de fricción, formación estelar, reacciones químicas, etc., que son evidentemente más complicadas de incluir en una simulación. A pesar de esta limitación, las simulaciones cósmicas que reproducen grandes

fragmentos del Universo han permitido entender, o al menos prever, algunas imágenes de la distribución de materia a gran escala que hoy tenemos por «naturales»: la presencia de una *telaraña cósmica* formada por grandes vacíos, paredes, filamentos y cúmulos, las propiedades de agrupamiento de las galaxias en diferentes escalas, o la relación entre estas propiedades de agrupamiento y las propiedades de las galaxias individuales, son características del Universo que hemos podido entender mejor gracias a estas «imitaciones».

La Ley de Moore⁵ se aplica de modo espectacular al campo de las simulaciones cosmológicas de N cuerpos. Tomando como medida de la calidad de una simulación el número de partículas con el que opera, observamos que se ha pasado desde ~1.000 partículas en los trabajos pioneros de la década de 1970, a ~10 millones de partículas en la década de 1990, para llegar a ~10.000 millones de partículas o más, como es el caso de la simulación «Millennium» (generada por el grupo de Volker Springel entre los años 2005-2010) y la simulación «Bolshoi» en 2010-2015, o los ~0,3 billones de partículas de «Millennium XXL» (Angulo *et al.* 2012) ejecutada en 2012 en el supercomputador Juropa.⁶

Por otra parte, y volviendo a la época de formación de nuestra galaxia, ¿qué podemos decir de la edad y la formación de nuestra estrella, el Sol, o de nuestro propio planeta? Antes de comenzar, aclaremos una idea importante: muchas de las cosas que creemos saber sobre los procesos de formación de planetas y discos protoplanetarios están en constante revisión. Hace apenas 25 años no se conocían planetas fuera del Sistema Solar y hoy se conocen cerca de 2.000.⁷ Muchos de los conceptos basados en la observación de nuestro propio sistema que creíamos necesarios han demostrado ser absolutamente contingentes. Un ejemplo de este «chauvinismo solar» es que considerábamos que una distribución radial que incluyera planetas pequeños y rocosos cercanos a la estrella y gigantes gaseosos en el exterior había de ser una característica general de cualquier sistema planetario. Hoy hemos encontrado docenas de planetas gigantes (super-júpiteres) que orbitan sus soles en órbitas incluso más cercanas que la de Mercurio al Sol. Es muy posible que muchas otras propiedades nos reserven sorpresas similares una vez que el volumen y la calidad de los datos referentes a planetas extrasolares sigan aumentando.

Hecha esta advertencia, veamos qué sabemos acerca de la formación de nuestro Sistema Solar. Tenemos varios métodos diferentes para estimar su edad, y todos coinciden dentro de márgenes relativamente estrechos. Por ejemplo, ya hemos comentado que el Sol y el Sistema Solar contienen grandes cantidades de metales, lo que indica necesariamente que se formaron a partir de material que ya había sido enriquecido por las explosiones de supernovas de anteriores generaciones estelares. Se han observado también las abundancias isotópicas de diferentes elementos radiactivos, tanto en la propia Tierra como en el espectro del Sol y en meteoritos caídos a nuestro planeta. En todos los casos el proceso de datación (similar al que se utiliza con el carbono-14 para muestras orgánicas) ofrece resultados compatibles, que fijan la edad de nuestro Sistema Solar en aproximadamente 4.600 Ma.

El Sistema Solar se forma inicialmente a partir de una nube de gas que, a causa de la atracción gravitatoria y la conservación del momento angular, se achata mientras gira para acabar originando un disco aplanado de gas y polvo de unos pocos cientos de unidades astronómicas (AU)⁸ de radio, que conocemos como *disco protoplanetario*. Este tipo de nubes gaseosas son muy abundantes en las galaxias espirales (como la Vía Láctea), lo que hace que exista en ellas una formación estelar activa. Estas zonas suelen contener también cantidades importantes de polvo. En este contexto el polvo se compone en realidad de agregados microscópicos de materiales inorgánicos (hielo, silicatos amorfos) y también orgánicos (hidrocarburos aromáticos por ejemplo) que van desde unas pocas moléculas hasta partículas con tamaños del orden de una micra.⁹ Asociado al gas y al polvo, en estas regiones particularmente frías se observan moléculas que pueden alcanzar cierta complejidad. No sólo se han detectado hidrógeno o nitrógeno diatómicos (H_2 , N_2) y combinaciones binarias o ternarias de los átomos más comunes (CO, OH, CN, CH, SiO, CS, H_2O , HCO, HCN, $C_2H...$), además, para gran sorpresa inicial de los astrónomos que realizaban las observaciones en los rangos de radio e infrarrojo, se identificaron moléculas orgánicas de complejidad y masa molecular crecientes. La primera molécula orgánica fue el H_2CO (formaldehído, descubierto por el grupo de Lewis Snyder con el radiotelescopio de Green Bank), detectado en 1969. Siguieron, a principios de los años setenta del siglo pasado, moléculas como HC_3N (cianoacetileno), $HCOOH$ (ácido fórmico), NH_2CHO

(formamida), CH_3CHO (acetaldehído), CH_3OCH_3 (dimetil éter), etc. La lista ha seguido creciendo hasta incluir un enorme catálogo de moléculas orgánicas¹⁰ que podrían ser importantes para el desarrollo de las primeras fases de la aparición de la vida, como veremos en la segunda sección de este libro.

En el centro del disco que se forma tras el colapso de la nube se formará el propio Sol, mientras que el material del disco sufrirá una época especialmente turbulenta durante la cual van coalesciendo agrupaciones de materia cada vez mayores. Al principio se tratará de planetesimales, apenas bolas de polvo, roca y hielo que poco a poco irán uniéndose para formar objetos mayores. Lentamente los planetesimales irán limpiando sus propias órbitas, al tiempo que la primera radiación de la recién nacida estrella central empezará a colaborar en la limpieza, tanto por el calentamiento de los pequeños fragmentos de polvo y hielo como por la propia *presión de radiación*,¹¹ que empujará al material más ligero hacia el espacio interestelar. En esta fase el disco protoestelar podría presentar zonas alternativamente más y menos densas: en las primeras está sucediendo el crecimiento de lo que podrán acabar siendo planetas masivos, y en las segundas la acción conjunta de las colisiones, la gravedad y la radiación ha conseguido vaciar enormes volúmenes de espacio.

Tras un período de aproximadamente 10 Ma se habrán formado ya en el disco grandes estructuras que podemos considerar planetas. En el caso de nuestro Sistema Solar los planetas han encontrado sus órbitas estables a distancias al Sol que van desde 0,4 AU (Mercurio) a 30 AU (Neptuno). Los modelos actuales de formación de planetas sugieren que posiblemente éstas no fueran sus órbitas originales, sino que se diera un proceso de *migración orbital* en el que los planetas se fueran estabilizando poco a poco en sus respectivos lugares, pastoreados por Júpiter y Saturno como objetos más masivos. Además debemos recordar la presencia de restos menores, posiblemente «escombros» procedentes del proceso de formación, como son el cinturón de asteroides que se encuentra entre las órbitas de Marte y Júpiter, y el cinturón de Kuiper, que se encuentra aproximadamente a 50 AU del Sol y contiene cuerpos menores como Plutón, su luna Caronte y los recientemente descubiertos Haumea, Quaoar o Makemake. Además, creemos que existe también la hipotética nube de Oort, que se encontraría a una distancia de hasta 100.000 AU, sería el lugar de origen de los cometas de período largo y representaría el borde más exterior de nuestro Sistema Solar.

Pero volvamos a la época de la formación de los planetas. Mientras se van asentando en sus órbitas y continúan creciendo recibirán un intensísimo bombardeo, ya que muchas de las partículas del disco protoplanetario acaban cayendo sobre ellos. Puede incluso ocurrir durante esta fase que algunos cuerpos ya de tamaño planetario colisionen, pues sus órbitas no se han estabilizado y la acción de posibles planetas gigantes puede ser crítica para provocar desequilibrios dinámicos. Es muy posible que el sistema Tierra-Luna sea de hecho la resultante de una de estas colisiones entre la primitiva Tierra y un cuerpo del tamaño aproximado de Marte.

Esta continua caída de cuerpos celestes tuvo dos efectos contradictorios para la aparición de la vida (o de moléculas suficientemente complejas) en la Tierra. Por una parte, mientras se mantiene este período de bombardeo, la superficie de la Tierra se ve esterilizada una y otra vez. Cualquier posibilidad de aparición de vida se ve muy dificultada por las condiciones del ambiente o puede ser incluso borrada de la faz de la Tierra por los continuos impactos de otros cuerpos menores del disco protoplanetario. Por el contrario, es gracias a este bombardeo que llega a la Tierra en grandes cantidades uno de los ingredientes vitales para la vida: creemos que la mayor parte del agua que existe en nuestro planeta llegó con los cometas, meteoritos y otros restos del disco protoplanetario que cayeron sobre la Tierra durante esta primera fase de su evolución. Además, como comentaremos en la segunda sección de este libro, con el agua pudieron llegar también ciertas moléculas orgánicas que actuarían como ingredientes adicionales para formar la sopa primitiva de la que emergió la vida.

Hace aproximadamente 4.400 Ma la intensidad del bombardeo fue disminuyendo.¹² El final del bombardeo masivo permitió que la corteza de la Tierra se solidificara y que la mayor parte del vapor de agua presente en la atmósfera se condensara para formar lagos y mares, cubriendo una gran parte de esa recién formada superficie. Se conservan minerales en algunas zonas de la Tierra cuya edad coincide con ese límite temporal. Está probado también que en aquel momento el radio orbital de la Luna era menor que en la actualidad,¹³ y que la duración del día era más breve. En este planeta recién estrenado se iniciaron los complejos trámites que acabarían llevando a la

aparición de la vida. Es crítico reseñar que menos de 1.000 Ma después de este momento aparecen ya las primeras evidencias fósiles de vida en nuestro planeta... es decir, los primeros pasos para la formación de seres vivos pudieron producirse apenas las condiciones fisicoquímicas fueron suficientemente estables como para permitirlo.

Pero ese proceso y sus consecuencias serán el objetivo de toda nuestra próxima sección.

La vida

Carlos Briones

Se dice frecuentemente que todas las condiciones para la primera producción de un organismo vivo están presentes en la actualidad y podrían haber estado siempre presentes. Pero si (y, ¡oh, qué gran «si»!) pudiéramos concebir una pequeña charca de agua templada que contuviera todo tipo de sales de fósforo y amonio, luz, calor, electricidad, etc., en la cual un compuesto proteico se formara químicamente, quedando listo para sufrir cambios aún más complejos, en la actualidad esa materia sería devorada o absorbida instantáneamente, lo que no habría sido el caso antes de que los seres vivos se formaran.

CHARLES R. DARWIN

Introducción

El tercer planeta del Sistema Solar era un gran laboratorio químico hace unos 3.850 millones de años (Ma). Su temperatura había descendido, el bombardeo masivo de meteoritos y cometas estaba terminando, y contenía abundante agua líquida. Tanto en el océano como en la atmósfera, distintas moléculas interactuaban entre sí. Pero probablemente la Tierra aún era un mundo inerte. ¿Cómo pudo producirse la transición desde ese planeta inanimado a otro vivo, en el que se acabaría originando toda la biodiversidad que vemos a nuestro alrededor? Es decir, ¿cómo, a partir de la química, emergió la biología? La vida es química, pero la materia viva tiene una característica propia: su capacidad para organizarse de forma que puede hacer copias de sí misma y adaptarse a las condiciones ambientales. La vida es química capaz de evolucionar.

Todos los seres vivos que nos rodean, los que vemos y los que por su tamaño escapan a nuestra percepción directa, los humanos todas las criaturas fascinantes que aparecieron y desaparecieron a lo largo de los tiempos geológicos, todas las especies futuras a las que nunca conoceremos, tenemos nuestro origen en un puñado de moléculas gaseosas muy sencillas, formadas por no más de cinco átomos cada una. Reflexionar sobre este hecho mientras buceamos en un arrecife de coral o nos abrimos paso por la selva amazónica resulta realmente sobrecogedor. Ante ello nos surgen multitud de interrogantes, además del *cómo* ocurrió, y todos ellos son de gran calado: ¿cuándo se produjo el origen de la vida?, ¿se inició una o más veces?, ¿en qué lugar de la Tierra tuvo lugar?, ¿o su inicio fue extraterrestre? Y también podemos preguntarnos si el origen de la vida fue fruto de la necesidad, del azar, o de su combinación.

Muchas preguntas y algunas respuestas

De todas estas cuestiones, quizá la que tengamos mejor acotada corresponde a *cuándo* comenzó la vida. Desde la formación del sistema Tierra-Luna, hace aproximadamente 4.570 Ma, hasta que hace unos 3.850 Ma terminó el último bombardeo masivo de meteoritos y cometas, nuestro planeta probablemente no reunía todas las condiciones para que la vida comenzara y se mantuviera en él. Por otra parte, la mayor parte de la comunidad científica considera que hace 3.500 Ma la vida ya existía en la Tierra, y había dado lugar a una variedad de morfologías celulares, metabolismos y relaciones ecológicas, como indican los microfósiles de bacterias y comunidades microbianas descubiertas en rocas de esa antigüedad en Australia o Sudáfrica. Por tanto, nuestro planeta ha estado *habitado* durante más de tres cuartas partes de su historia. Con estos límites temporales, queda claro que el intervalo en el que la vida se originó y comenzó a diversificarse es como máximo de unos 400 Ma. Dentro de este período de tiempo, relativamente corto en términos geológicos, los isótopos de carbono presentes en ciertas rocas de Groenlandia indican que hace ya 3.800 Ma podrían haber existido procesos biológicos implicados en la fijación de CO₂. Es decir, quizá la Tierra se convirtió en un *planeta vivo* en cuanto sus condiciones fisicoquímicas fueron propicias.

Acerca de *cómo* surgió la vida, el principal problema que se plantea es que el mundo molecular que precedió a las primeras células no deja fósiles ni otras evidencias claramente reconocibles más de 3.500 Ma después. Por tanto, sólo disponemos de las pruebas, cada vez más numerosas pero siempre indirectas, que nos aportan distintas ramas de la ciencia. Para intentar superar esta limitación avanzamos hacia el origen de la vida empleando dos estrategias complementarias. La primera línea de trabajo es la que se denomina *del pasado hacia el presente* o *de abajo hacia arriba* (en inglés, *bottom-up*). Consiste en proponer modelos y realizar experimentos para intentar llegar a la biología a partir de una química que, derivada de lo que la astroquímica nos muestra, sea progresivamente más compleja e inter-relacionada, además de compatible con las restricciones

geofísicas y geoquímicas que operarían en la Tierra primitiva. Éste es el planteamiento con el que se trabaja en el campo denominado *química prebiótica*, que estudia cómo a partir de moléculas inorgánicas sencillas pudieron formarse los monómeros biológicos y posteriormente los biopolímeros, de cuya interacción funcional surgirían los seres vivos. Dentro de este esquema constructivo, lo más difícil es marcar a partir de qué momento, en un escenario de complejidad molecular creciente, puede empezar a considerarse como vivo un sistema químico.

La aproximación complementaria al origen de la vida se conoce como *del presente hacia el pasado* o *de arriba hacia abajo* (*top-down*) y está basada en la comparación de los organismos actuales entre sí, y de éstos con las especies extintas que conocemos a través de sus fósiles. La lógica que subyace a este planteamiento es que las características compartidas por seres vivos diferentes serán, por lo general, anteriores al momento en que sus linajes evolutivos se separaron, de forma que cuanto más distintos sean los organismos comparados más antiguo será cualquier carácter que tengan en común. Ésta ha sido la forma de trabajar de la paleontología durante los últimos cuatro siglos, y desde hace cuatro décadas también lo es para las técnicas moleculares que nos permiten extraer información sobre el parentesco de los organismos a través de la comparación de sus metabolismos o de las secuencias de sus genes.

El éxito más trascendental del planteamiento *top-down* se produjo a finales de la década de 1980, cuando el análisis de la información contenida en un mismo gen para la totalidad de los organismos conocidos demostró que *todos* (animales, hongos, plantas, algas y cualquier especie de microorganismo que consideremos) provenimos de un mismo antepasado común. Es decir, todos los seres vivos formamos parte de una gran familia. La especie ancestral de la que derivamos se ha denominado *último ancestro común universal* (LUCA, del inglés *Last Universal Common Ancestor*) o *cenancestro* (de los términos griegos *kainos*, «reciente», y *koinós*, «común»). No tenemos evidencias directas sobre cómo pudo ser LUCA, pero sabemos que sus características eran las mismas que tenemos en común todos sus descendientes. Nuestro antepasado común vivió antes de que la diversificación a partir de él originara las primeras bacterias y comunidades microbianas que dejaron sus huellas fósiles hace 3.500 Ma. Además, el análisis genético y metabólico de los seres vivos actuales ha mostrado que toda la biodiversidad que nos rodea (y también todas las especies extintas de las que se tiene noticia) se agrupan en tres grandes grupos o linajes: Bacteria, Archaea y Eucarya.

Estos dos planteamientos complementarios para investigar sobre el origen de la vida, del pasado hacia el presente y del presente hacia el pasado, fueron sugeridos en sendos escritos de un mismo científico del que hablaremos más adelante en varias ocasiones: el eminente naturalista inglés Charles R. Darwin. Un siglo y medio después de su obra, la combinación de ambas líneas de trabajo requiere una aproximación teórica y experimental interdisciplinar que involucra a distintos campos de la química, la biología, la geología y la física. Por tanto, la búsqueda del origen (o de *los orígenes*, ya que con toda seguridad debió de haber muchos experimentos fallidos) de la vida consiste en intentar comprender cómo se produjo la transición que llevó desde los precursores de los primeros monómeros biológicos hasta LUCA. Expresado mediante la metáfora del *árbol de la vida*, esto equivale a investigar lo que pudo ocurrir entre las raíces de ese árbol (la química que existía hace 3.850 Ma) y el punto de su tronco a partir del cual, hace algo más de 3.500 Ma, se separaron las grandes ramas que han originado la biodiversidad actual. Probablemente nunca sabremos *cómo ocurrió* el origen de la vida, ya que ése fue un hecho histórico y por tanto resulta irrepetible. En particular, no tenemos pruebas claras que indiquen si se produjo un proceso gradual o bien una transición súbita entre la materia inanimada y la viva. No obstante, cada vez conocemos mejor lo que *pudo ocurrir* y con ello son más precisas las nuevas preguntas que los científicos nos planteamos en los laboratorios. Así, ya que el origen de la vida no puede ser descubierto, quizá algún día sea re-inventado.

Pasando a la cuestión del *dónde*, hoy se piensa que el origen de la vida desarrollada en la Tierra pudo ser endógeno, y en tal caso podría haberse iniciado en entornos tan distintos como pequeños charcos, la superficie del mar, las emanaciones hidrotermales submarinas o la atmósfera. Pero también pudo ser exógeno, lo que implicaría que la vida (o algunos de sus constituyentes moleculares) se formó en otros planetas o satélites, o bien en cuerpos menores del Sistema Solar como meteoritos o núcleos de cometas. En este último caso, según la hipótesis conocida como *panspermia* (ya sugerida por el filósofo Anaxágoras en el siglo v a.C. y reformulada a comienzos del siglo xx), la vida podría haber sido *inoculada* en la Tierra, por lo que todos seríamos descendientes

de un primer antepasado extraterrestre. A pesar de que esta posibilidad puede resultar muy provocativa o sugerente, dependiendo para quién, la discusión sobre si el origen de la vida se produjo en nuestro planeta o fuera de él no resuelve ningún problema: simplemente lo cambia de lugar. De hecho, como se mostrará más adelante, en la actualidad se va generalizando la idea de que parte de los ingredientes moleculares necesarios para la vida pudieron originarse en la Tierra, mientras que otros tal vez llegaron aquí a bordo de meteoritos o cometas.

Por último, sobre el posible papel de *la necesidad y del azar*, hemos de volver la vista a otro pensador de hace casi dos milenios y medio. El filósofo y matemático griego Demócrito de Abdera es conocido por haber desarrollado la teoría atómica del Universo que planteó su maestro, Leucipo de Mileto. A él se atribuye la famosa frase «todo lo que existe en el Universo es fruto del azar y la necesidad» para referirse a las colisiones entre átomos que les permitirían reaccionar entre sí. En 1970, el biólogo francés Jacques L. Monod escogió esa misma dualidad para el título de su famoso libro *El azar y la necesidad: Un ensayo sobre la filosofía natural de la biología moderna*, en el que otorga al azar un papel fundamental en el origen de la vida al plantear lo siguiente: «Una vez aparecida la vida sobre la Tierra, ¿cuál era *antes* del acontecimiento la probabilidad de que así ocurriese? La estructura actual de la biosfera no excluye, sino que al contrario apoya, la hipótesis de que el acontecimiento decisivo *sólo haya ocurrido una vez*. Esto significaría que su probabilidad a priori era casi nula. [...] Nuestro número ha salido en el juego de la ruleta del casino de Montecarlo. ¿Qué tiene entonces de extraño que, al igual que el que viene de ganar mil millones, sintamos la rareza de nuestra condición?». Otro apunte suyo sobre la importancia de los eventos casuales en los orígenes lo encontramos en un ensayo posterior que tituló, precisamente, *La ruleta de Jacques Monod*: «Sólo el azar está en el origen de toda innovación, de toda creación en la biosfera. El puro azar, la sola posibilidad, la absoluta libertad, absolutamente libre pero ciega, está en la raíz misma del prodigioso edificio de la evolución».

Frente a esta posición, el químico norteamericano Robert Shapiro mantenía en su libro *Orígenes*, publicado en 1986, que si la vida hubiese surgido en nuestro planeta como resultado del puro azar, la aplicación de la teoría de probabilidades indica que se habría requerido para ello un tiempo mucho mayor que la edad del Universo. También el biólogo belga Christian de Duve defendía un planteamiento opuesto al de Monod, en una obra de 1995 cuyo subtítulo original es clarificador: *Polvo vital. La vida como imperativo cósmico*. En ella afirma lo siguiente: «No estoy de acuerdo con aquellos que dicen que la vida es producto de una extraordinaria combinación de circunstancias altamente improbables. [...] En mi opinión la forma en que la vida se originó en la Tierra es, visto con suficiente amplitud, un fenómeno determinista. Por tanto, si se dan las mismas condiciones en otro planeta, debemos esperar que la vida surja en formas químicamente similares a las de la Tierra». La posición del paleontólogo Stephen Jay Gould también iba en el mismo sentido: «La vida, al surgir tan pronto como podía hacerlo, estaba químicamente destinada a ser».

Poniendo estas visiones enfrentadas en el contexto de lo planteado posteriormente por otros científicos y filósofos, podríamos acordar que la vida sería el resultado de las opciones que tiene la materia para, sin dejar de obedecer las leyes de la física y la química, incrementar progresivamente la complejidad de los procesos en los que participa hasta generar una dinámica auto-replicativa que le permite mantenerse alejada del equilibrio termodinámico gracias a un consumo constante de energía. Pero en esta transición, no sabemos si gradual o abrupta, entre la química y la biología, debieron de existir tantas variables implicadas y pasos intermedios, que el camino sin duda estuvo salpicado por muchos eventos contingentes, de forma que si la vida se originó fue gracias a que el azar desempeñó un papel fundamental. Los intentos frustrados de originar la vida fueron probablemente numerosos, de forma que LUCA y sus descendientes seríamos el resultado de muchas jornadas de suerte en la ruleta de la Tierra primitiva. Por otra parte, en relación con este tema surge otro en el que no nos vamos a detener en este momento, pero al que volveremos al final del libro: dependiendo del peso relativo que necesidad y azar tuvieron durante el origen de la vida, podremos pensar en una mayor o menor probabilidad de que los seres vivos hayan surgido en otros lugares del Universo donde se dieran las circunstancias fisicoquímicas propicias. Es decir, nos moveríamos entre dos extremos posibles: que nosotros y la biodiversidad que nos rodea habitemos en uno de los múltiples planetas vivos que existen en el Cosmos, o que estemos irremediablemente solos en él.

Ante interrogantes de tal magnitud, la segunda sección de esta obra se propone intentar exponer lo que la ciencia sabe (y lo mucho que ignora) sobre los acontecimientos que pudieron

producirse y combinarse durante ese lapso de tiempo, de no más de 400 Ma, que cambió para siempre el devenir de nuestro planeta. Tras reflexionar sobre el origen de la vida también mostraremos, más brevemente, los procesos y transiciones fundamentales que se han sucedido durante la evolución de los seres vivos. Pero para todo ello hemos de empezar planteando otra pregunta, que quizá sea la más fundamental a la que podemos enfrentarnos.

¿Qué es la vida?

Investigar sobre el origen de la vida requiere llegar a un cierto consenso sobre *qué es* nuestro objeto de estudio: la vida. La cuestión no resulta sencilla, pues las posibles definiciones de *vida* parecen incompletas y siempre cuestionables, como se pone de manifiesto al buscar dicha entrada en diccionarios o enciclopedias. De hecho, la definición de cualquier término es siempre arbitraria y no representa más que una convención dentro de la tradición cultural, e incluso del idioma, donde se ha acuñado. Esta limitación resulta aún más evidente al intentar definir algo tan complejo como *la vida* o *un ser vivo*, es decir, la dimensión colectiva o individual del fenómeno vital. En este sentido, la filósofa Carol Cleland es pesimista en cuanto a la posibilidad de encontrar definiciones adecuadas: «La vida resulta tan difícil de definir porque debe de estar embebida en una teoría que no tenemos. No existe una teoría general de los sistemas vivos. Estamos en una situación parecida a lo que sucedía con los intentos para definir el agua antes de que desarrolláramos la teoría molecular de la materia». A pesar de ello, muchos son los investigadores y filósofos que, a lo largo de la historia, se han enfrentado al reto de intentar definir qué es la vida.

Se considera que la primera definición racional de la que tenemos noticia fue realizada por Aristóteles en el siglo IV a.C.: «Vida es aquello por lo cual un ser vivo se nutre, crece y perece por sí mismo». Posteriormente, tras siglos de vigencia de la hipótesis conocida como *generación espontánea* (que comentaremos en el siguiente capítulo), fue necesario superarla durante la segunda mitad del XIX para que las definiciones de los seres vivos comenzaran a ser científicamente coherentes. Así, en 1894, el filósofo Friedrich Engels escribía: «Vida es el modo de existencia de estructuras proteicas que consiste en la autorenovación constante de los componentes químicos de sus estructuras». En 1924 Alexander I. Oparin, de quien hablaremos más adelante, escribió en su obra *El origen de la vida*: «La peculiaridad específica de los organismos vivos es que sólo en ellos se ha reunido e integrado una combinación extremadamente compleja de un gran número de propiedades y características que están presentes, en forma aislada, en diversas entidades inorgánicas e inertes». Este hecho se acepta plenamente en la actualidad. Como consecuencia resulta imposible, en la línea de lo señalado por el biólogo Antonio Lazcano, definir los seres vivos sobre la base de una sola sustancia (como puede ser la presencia de biomoléculas en el sistema bajo estudio) o de una única propiedad (por ejemplo metabolismo, reproducción o complejidad). La reflexión de Oparin y su desarrollo posterior nos permite distinguir qué entidades no deberían considerarse vivas desde el punto de vista de la biología, como es el caso de un meteorito aunque contenga aminoácidos, el fuego a pesar de que se propague, un cristal inorgánico aunque pueda crecer y replicarse, una reacción química que produzca patrones oscilantes,¹ un huracán a pesar de ser un sistema auto-mantenido, una bombilla aunque consuma energía, un programa de ordenador capaz de mutar y reproducirse, o los mercados financieros a pesar de ser sistemas complejos.

En 1943 el físico Erwin Schrödinger, uno de los padres de la mecánica cuántica y galardonado con el premio Nobel de Física diez años antes, impartió tres conferencias en el Trinity College de Dublín con un título sorprendente en aquel momento: *¿Qué es la vida?* En 1944 las recopiló en un libro de divulgación que, como él reconocía, estaba escrito por un científico no especialista en el estudio de la vida. El prefacio de este libro contenía la siguiente declaración de intenciones, que en cierta medida actualizaba un intento de explicar la vida en términos físicos ya iniciado por René Descartes: «¿Cómo pueden la Física y la Química dar cuenta de los fenómenos espacio-temporales que tienen lugar dentro de los límites espaciales de un organismo vivo? La respuesta preliminar que este librito intentará exponer y asentar puede resumirse así: la evidente incapacidad de la Física y la Química actuales para tratar tales fenómenos no significa en absoluto que ello sea imposible». Esta obra consiguió, lógicamente, suscitar el interés de muchos otros físicos sobre la biología, y de hecho se convirtió en un libro enormemente influyente. Incluso se ha propuesto que pudo contribuir a que dentro de la biología se iniciara pocos años después la era de la *biología molecular*,

probablemente la disciplina científica con mayor repercusión del último medio siglo. Por otro lado, el libro de Schrödinger fue duramente criticado por químicos como Linus Pauling o Max Perutz debido a su planteamiento reduccionista y a su falta de conexión con lo que en ese momento se sabía en los ámbitos de la química y la biología. En cualquier caso, este texto marcó un antes y un después en la reflexión científica sobre el fenómeno vital, y varios de sus postulados son plenamente vigentes en la actualidad.

Para Schrödinger, «la vida es materia que repite su estructura a medida que crece, como un cristal, un extraño cristal aperiódico, pero más fascinante e impredecible». Él asociaba ese cristal aperiódico con las proteínas, pero en realidad estaba anticipando la idea clave de la información genética mantenida en la molécula de ácido desoxirribonucleico (DNA o ADN), cuya estructura en doble hélice sería descubierta en 1953 gracias al trabajo de varios físicos, químicos y biólogos. Según este libro, la característica fundamental que diferencia los seres vivos de los inanimados es que los primeros se encuentran «en un estado especial de orden que, en apariencia, parece contradecir el Segundo Principio de la Termodinámica». En realidad, como el autor remarcaba, el descenso de entropía (o aumento de orden) en el interior de un sistema *abierto* como es un ser vivo («de lo que un organismo se alimenta es de entropía negativa», dice literalmente) está contrarrestado por el aumento del desorden que genera en su entorno. Volveremos a esta característica definitoria de la vida más adelante.

El matemático John von Neumann definía en 1949 los seres vivos como «autómatas auto-reproductores». Posteriormente, algunos de los físicos y biólogos teóricos que recogieron el testigo de Schrödinger fueron Ilya Prigogine (para quien «los seres vivos son sistemas disipativos no-lineales y alejados del equilibrio, que evolucionan de forma irreversible»), Robert Rosen (que planteó la vida en términos de ciclos de metabolismo y reparación), Humberto Maturana y Francisco Varela (para quienes los seres vivos son entidades *autopoiéticas*, es decir, sistemas capaces de auto-mantenerse y auto-reproducirse), Tibor Gánti (el ser vivo como un *chemotón*, sistema formado por un conjunto de ciclos auto-catalíticos de transformación química, acoplados y compartimentados) o Manfred Eigen y Peter Schuster (la vida como un *hiperciclo*, constituido por ciclos catalíticos auto-replicativos conectados entre sí de forma también auto-catalítica).

En este contexto, la *teoría de la complejidad*, desarrollada fundamentalmente en el Instituto Santa Fe (en Nuevo México, Estados Unidos) por científicos como Stuart Kauffman, Murray Gell-Mann, Per Bak o Chris Langton, considera que existe una complejidad mínima por debajo de la cual no puede darse el fenómeno vital. Así, desde el punto de vista químico un ser vivo sería un sistema complejo (de hecho, enormemente más complejo que cualquier otro sistema químico natural o artificial) formado por componentes moleculares que, en conjunto, tienen la capacidad de catalizar² su propia reproducción: «un sistema colectivamente auto-catalítico». Como ha propuesto Kauffman en su libro *At home in the Universe*: «La vida es un fenómeno de auto-organización que surge naturalmente como una transición de fases en sistemas químicos complejos». Para este investigador la controversia entre el azar y la necesidad quedaría prácticamente resuelta, ya que siguiendo su planteamiento «la emergencia de conjuntos auto-catalíticos es casi inevitable».

Durante el último medio siglo también se han propuesto varias definiciones más cercanas a la química y la biología, como la de John D. Bernal en 1965: «La vida es un sistema de reacciones orgánicas acopladas potencialmente capaces de perpetuarse, catalizadas por etapas y de forma casi isoterma por catalizadores orgánicos específicos y complejos, que son producidos por el propio sistema». En 1986, John Maynard Smith planteaba los seres vivos como «entidades que poseen las propiedades de multiplicación, variación y herencia». Por su parte, en 1991 Christian de Duve los definía como «sistemas químicos capaces de auto-mantenerse en un estado alejado del equilibrio, crecer y multiplicarse con la ayuda de un flujo constante de materia y energía con el medio». Más recientemente, la microbióloga Lynn Margulis decía, a medio camino entre la ciencia y la poesía: «La vida es un proceso físico que cabalga sobre la materia como una ola extraña y lenta.

Es un caos controlado y artístico, un conjunto de reacciones químicas abrumadoramente complejas».

Entre los científicos de nuestro país, Ricard Solé ha propuesto que un ser vivo es «cualquier entidad capaz de extraer energía del medio ambiente, emplearla para almacenar y procesar información, y ser capaz de evolucionar» y Juan Pérez-Mercader considera que «la vida es un

fenómeno complejo que emerge como resultado de la evolución del Universo». Kepa Ruiz-Mirazo, Juli Peretó y Álvaro Moreno definen operativamente los seres vivos como «sistemas autónomos con capacidades evolutivas abiertas», y la vida como «una compleja red de agentes autónomos reproductivos, cuya organización básica es instruida por registros materiales que han sido generados a través del proceso histórico abierto en el que dicha red evoluciona».

Por otra parte, en el ámbito de la astrobiología³ se ha planteado hasta qué punto podemos preguntarnos qué es la vida antes de que encontremos *otro ejemplo de vida* fuera de la Tierra, con el cual podamos comparar las características de los seres vivos que conocemos. En este contexto es aplicable la pregunta que se hacía Robert Shapiro: «¿Cómo definiríamos lo que es un mamífero si el único mamífero que hemos visto es una cebra?». Otro camino para ir en busca de un nuevo tipo de vida, derivado de los avances en biología sintética, surgiría si en algún laboratorio se llegan a ensamblar sistemas químicos auto-replicativos basados en una bioquímica *diferente* a la de toda la biología que nos rodea. No obstante, quizá conseguir este objetivo sea aún más difícil que hallar otra biosfera fuera de la Tierra. Adicionalmente, algunos investigadores han planteado si los programas informáticos de *vida artificial* o los *autómatas celulares* desarrollados en un ordenador, que permiten simular dinámicas auto-replicativas y evolutivas (aunque sin una química que las sustente), pueden considerarse realmente *vida* o al menos ayudarnos a universalizar el concepto más allá de su dimensión material.

Dada la evidente dificultad para definir nuestro objeto de estudio, una opción alternativa consiste en estudiar las características fundamentales que diferencian a los seres vivos de los inanimados. Observando la naturaleza encontramos que los primeros se caracterizan por combinar tres propiedades comunes a todos ellos: poseen una *información heredable* que transmiten a su progenie, están *compartimentados* de forma que el ser vivo se diferencia de su entorno, y desarrollan un *metabolismo* gracias al cual intercambian materia y energía con dicho entorno. Sobre la primera característica, es destacable que la replicación de la información genética o *genotipo* de los seres vivos no produce copias idénticas al original, pues siempre surgen errores o mutaciones que generan un cierto grado de diversidad genotípica en la descendencia. La expresión de la información codificada en cada genotipo de la progenie produce un diferente *fenotipo*, término que agrupa las características observables del ser vivo como pueden ser su forma, tamaño o capacidades metabólicas.

Ante esa biodiversidad de fenotipos, cada uno los descendientes reacciona de forma distinta frente a las presiones selectivas impuestas por el medio ambiente, por ejemplo la temperatura, limitaciones en algún nutriente, salinidad o acidez del agua. Así, los individuos que soporten mejor las condiciones existentes mostrarán una mayor eficiencia biológica o *fitness* en ese ambiente, y en la siguiente ronda de reproducción originarán más descendientes que los demás. Este proceso se repite constantemente, de forma que se favorecen las trayectorias genealógicas de los individuos y especies que mejor se adaptan a los cambios ambientales en cada momento. Ésa es la clave de la *evolución* por selección natural, un mecanismo que comenzó a proponerse a principios del siglo XIX y que Charles R. Darwin elevó a la categoría de evidencia científica en 1859, al publicar su obra *El origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida*. La abrumadora cantidad y variedad de evidencias acumuladas desde la época de Darwin y de Gregor J. Mendel, descubridor de las leyes de la herencia y padre de la genética, apoya el hecho de que la vida conlleva la evolución. Así, la dimensión evolutiva no puede faltar al intentar comprender, o definir, qué es la vida. Como el genetista Theodosius Dobzhansky destacó en 1973, en el título de uno de sus ensayos: *Nada tiene sentido en biología excepto a la luz de la evolución*.

Considerando las características fundamentales de los seres vivos, durante las últimas décadas se han acuñado varias *definiciones operativas* de vida que, siendo como todas cuestionables, resultan suficientes para poder investigar sobre el origen de los seres vivos e incluso para plantearnos su búsqueda fuera de nuestro planeta. Así, por ejemplo, el bioquímico Gerald F. Joyce, ha propuesto una definición que ha sido adoptada por el Instituto de Astrobiología de la NASA (NAI): «Un ser vivo es un sistema químico auto-mantenido que evoluciona como consecuencia de su interacción con el medio». En ella, las referencias al sistema químico y a la evolución resultan evidentes, mientras que el auto-mantenimiento supone, como analizaremos más adelante, la existencia de un metabolismo compartimentado. Todos los organismos celulares quedan incluidos en esta definición, mientras que otras entidades replicativas de gran relevancia en biología, como los virus y los

viroides, se sitúan fuera de ella al no poseer existencia autónoma y requerir la infección de una célula para replicarse y evolucionar.

Merece la pena terminar este breve recorrido sobre lo que supone el intento de definir la vida con unos interrogantes que planteaba Kepa Ruiz-Mirazo en 2013, al cumplirse el 70 aniversario de las famosas charlas de Schrödinger: «¿Quién no quiere saber a qué se refiere el *bio* de biología? ¿Es algo cualitativamente distinto de otros sistemas/procesos fisicoquímicos, o sólo relativamente más complicado? ¿Y cómo hace posible ese *bio* que surjan, a su vez, otro tipo de fenómenos naturales más complejos a lo largo de su propia evolución (por ejemplo, los agentes cognitivos que ahora mismo se estén preguntando por su significado)?».

La química de los seres vivos

De lo expuesto hasta aquí resulta evidente que la vida es, en primer lugar, un sistema químico. Si analizamos la composición de los seres vivos al nivel más básico, es decir, en cuanto a los elementos de los que estamos hechos, la primera pregunta que surge es si nuestros componentes son los mismos que los de la superficie terrestre. La corteza de la Tierra⁴ está formada fundamentalmente (en orden decreciente de la masa aportada por cada elemento) por silicio (Si), oxígeno (O), aluminio (Al), hierro (Fe), calcio (Ca), sodio (Na), potasio (K) y magnesio (Mg). Los océanos, que contienen la práctica totalidad del agua del planeta, son H₂O en un 96,5 % de su masa, y la concentración media de las sales disueltas en ellos (principalmente cloruro de sodio, NaCl) es del 3,5 %. Pues bien, si calculamos los valores medios de la composición de los seres vivos, se comprueba que los elementos más abundantes son oxígeno (O, 65,9 % de la masa total), carbono (C, 18,3 %), hidrógeno (H, 10,2 %), nitrógeno (N, 3,2 %), fósforo (P, 1,1 %) y azufre (S, 0,3 %). Por tanto, el 99 % de toda la materia viva está constituida únicamente por esos seis elementos, mientras que el 1 % restante se reparte a lo largo de la tabla periódica entre otros muchos *elementos traza*, muy minoritarios pero imprescindibles en la fisiología de los organismos, entre ellos Ca, Na, K, cloro (Cl), Mg, Fe, yodo (I), zinc (Zn) y cobre (Cu).⁵

El análisis de la composición elemental de la vida pone de manifiesto que *somos* fundamentalmente agua y carbono. Desde el punto de vista químico hay una gran lógica en que toda la vida que conocemos esté basada en el agua, que supone, de media, el 70 % de la masa de los seres vivos. En estado líquido, el agua posee una serie de propiedades fisicoquímicas fundamentales en las reacciones químicas requeridas para la vida. Entre ellas destaca su insuperable capacidad para actuar como disolvente de sustancias *polares*, es decir, las que como la propia molécula de agua presentan una separación en sus cargas eléctricas: uno de sus lados está cargado positivamente y el otro negativamente. Ejemplos de sustancias polares son las sales (formadas por iones con carga positiva —o *cationes*— e iones negativos —o *aniones*—, que se separan al disolverse la sal en el agua), así como la mayor parte de las moléculas que forman los seres vivos.⁶

Otra propiedad del agua que resulta fundamental para la vida es su capacidad para disociarse (en una proporción muy escasa) en protones (cationes H⁺) e hidroxilos (aniones OH⁻) pudiendo por tanto acoger en su seno reacciones entre ácidos (sustancias que liberan protones o aceptan electrones) y bases (las que tienen tendencia a aceptar protones o ceder electrones).⁷ También es importante el amplio rango de temperaturas en las que se encuentra en estado líquido (entre 0 y 100 °C, a una presión de 1 atmósfera), su capacidad como estabilizador térmico, el hecho de que su densidad sea muy estable para un amplio rango de presiones y temperaturas, y la particularidad de que en forma sólida tenga menor densidad que en estado líquido (por lo que el hielo flota sobre el agua líquida). Merece la pena recordar que el agua es muy abundante en el Universo, donde forma nubes de gas interestelar y se está encontrando en varios planetas extrasolares. En el Sistema Solar, además de en la Tierra, existe como vapor de agua en varias atmósferas planetarias; en estado líquido en satélites como Europa, Encélado o Titán; constituyendo sales hidratadas en planetas, satélites y meteoritos; y en forma de hielo en la superficie y el subsuelo de Marte (donde existía un gran océano líquido en la misma época en que la vida se estaba iniciando en la Tierra), en otros planetas, en varios satélites y los cuerpos menores de los que provienen de los cometas.

Por su parte, el átomo de carbono posee (debido a su configuración electrónica y a su pequeño tamaño) una gran facilidad para formar enlaces *covalentes*, que son los producidos cuando se

comparten electrones entre los átomos que interaccionan. Este hecho le permite formar un gran número de grupos funcionales y moléculas en las que los átomos de carbono se enlazan entre sí (lo que origina estructuras lineales o cíclicas de distintos tipos) y también con los otros cinco elementos más abundantes de los seres vivos. Por tanto, existe un elevadísimo número de compuestos diferentes basados en carbono, que son el objeto de estudio de la química orgánica y, cuando éstos se encuentran en los seres vivos, de la bioquímica. Algunos compuestos de carbono se consideran inorgánicos: entre ellos, los relevantes para el origen y evolución de la vida son el monóxido y el dióxido de carbono (CO y CO_2), el cianuro de hidrógeno (HCN , llamado ácido cianhídrico cuando se encuentra en disolución acuosa, disociado en sus iones H^+ y CN^-), así como los carbonatos e hidrogenocarbonatos (que contienen los aniones CO_3^{2-} y HCO_3^- , respectivamente).

De lo indicado en los tres últimos párrafos se deduce que, aunque nada impediría que exista algún tipo de vida no basada en agua y/o en carbono (y de hecho en ninguna de las definiciones que acabamos de mostrar se ponían como condición), resulta evidente que la bioquímica que conocemos utiliza la mejor base química posible. Se han propuesto algunos modelos de vida extraterrestre basados en otros disolventes como amoníaco, metano o fluoruro de hidrógeno en estado líquido, y también en otros elementos centrales como silicio, azufre, boro o sistemas fósforo-nitrógeno... pero estas opciones son por el momento más propias de la ficción que de la ciencia.

Entre las moléculas que forman parte de los seres vivos, las inorgánicas son el agua, las sales minerales (que en disolución se encuentran hidrolizadas en cationes y aniones), gases como O_2 o N_2 , y los compuestos inorgánicos basados en carbono indicados anteriormente. Las biomoléculas orgánicas son muy variadas, y comprenden los *glúcidos*, los *lípidos*, los *aminoácidos* y *proteínas*, los *nucleótidos* y *ácidos nucleicos*, y distintos tipos de *metabolitos* (moléculas intermediarias del metabolismo, que pueden realizar funciones muy diversas). Sin entrar en detalles, los glúcidos (también conocidos como sacáridos, azúcares o hidratos de carbono) son biomoléculas formadas habitualmente por carbono, hidrógeno y oxígeno (en proporción $\text{C}_n\text{H}_{2n}\text{O}_n$) y ocasionalmente por nitrógeno y fósforo, que actúan como compuestos almacenadores de energía y forman diferentes polímeros estructurales. En función de su complejidad se clasifican en monosacáridos (como la glucosa o la fructosa), disacáridos (entre ellos la fructosa), oligosacáridos, o polisacáridos (como la celulosa, el almidón o el glucógeno). Los lípidos están constituidos principalmente por carbono e hidrógeno, contienen por oxígeno y en ocasiones fósforo, nitrógeno o azufre. Como se ha indicado previamente, al poseer naturaleza anfifílica son las principales moléculas que forman las membranas biológicas. También pueden funcionar como compuestos de reserva energética y como moléculas reguladoras. Se clasifican en lípidos simples (entre los que se encuentran los ácidos grasos), lípidos complejos (como los fosfolípidos) y otro tipo que incluye moléculas como el colesterol o las hormonas esteroides. Mostraremos más detalles sobre los lípidos al tratar sobre los compartimentos en los seres vivos.

Por su parte, los aminoácidos son moléculas que poseen un grupo amino ($-\text{NH}_2$) y un grupo carboxilo ($-\text{COOH}$), unidos entre sí por un grupo $-\text{CHR}-$ en el que el radical R puede ser muy variado. Se conocen cientos de aminoácidos diferentes en la naturaleza, aunque sólo 20 son los monómeros que constituyen habitualmente las proteínas. Entre los aminoácidos presentes en las proteínas existen moléculas ácidas o básicas, polares o apolares, cargadas o neutras, alifáticas o aromáticas (es decir, con el grupo R lineal o cíclico), y dos de ellos contienen un átomo de azufre. Los aminoácidos pueden unirse entre sí a través de un enlace covalente llamado *peptídico*, que se genera en el proceso de condensación (asociado a la salida de una molécula de agua) siguiente: $\text{H}_2\text{N}-\text{CHR}_1-\text{COOH} + \text{H}_2\text{N}-\text{CHR}_2-\text{COOH} \rightarrow \text{H}_2\text{NCHR}_1-\text{CO}-\text{HN}-\text{CHR}_2-\text{COOH} + \text{H}_2\text{O}$. Como veremos, en los seres vivos este enlace se realiza en el ribosoma, en la fase de *traducción* de la información genética. Además de su función como constituyentes de los péptidos (cadenas de menos de 100 aminoácidos) y proteínas (de las que hablaremos posteriormente), los aminoácidos desempeñan un papel fundamental en el metabolismo.

Los nucleótidos están formados por tres componentes estructurales unidos covalentemente: una pentosa o monosacárido de cinco átomos de carbono en forma cíclica, que puede ser *ribosa* (presente en los ribonucleótidos) o *desoxirribosa* (en los desoxirribonucleótidos); una *base nitrogenada* (también llamada base nucleotídica, o nucleobase), compuesto cíclico formado por carbono y al menos dos átomos de nitrógeno, que puede derivar de la purina (como la *adenina* —A— o la *guanina* —G—) o de la pirimidina (como la *citocina* —C—, la *timina* —T— o el *uracilo* —U—); y de uno a tres grupos fosfato (PO_3^{2-}). Los nucleótidos son los monómeros que constituyen los

ácidos nucleicos. Así, los ribonucleótidos trifosfato de A, G, C y U (ATP, GTP, CTP y UTP) forman el *ácido ribonucleico* (RNA o ARN), mientras que los desoxirribonucleótidos trifosfato de A, G, C y T (dATP, dGTP, dCTP y dTTP) constituyen el *ácido desoxirribonucleico* (DNA o ADN). En ambos casos, cada vez que se unen dos nucleótidos trifosfato (proceso que en la biología actual es catalizado por proteínas, como se comentará posteriormente) se liberan dos de los tres grupos fosfato de uno de ellos. Por otra parte, algunos ribonucleótidos como el ATP o el GTP son moléculas fundamentales como intercambiadoras de energía en el metabolismo.

Los principales biopolímeros presentes en los seres vivos son los polisacáridos, las proteínas y los ácidos nucleicos. Las proteínas están formadas por cadenas de aminoácidos (generalmente, de entre 100 y 600 monómeros, organizados en una o más subunidades) y son las principales responsables de las estructuras y funciones de las células. Dos ejemplos de proteínas estructurales son la denominada *FtsZ*, que forma parte del citoesqueleto o armazón estructural de las bacterias, y la *tubulina*, que puede considerarse su equivalente en eucariotas y se agrupa en agregados longitudinales llamados microtúbulos. Gran número de proteínas actúan como catalizadores de las reacciones químicas que constituyen el metabolismo: se denominan *enzimas* y en ocasiones están unidas a otras moléculas orgánicas o inorgánicas (llamadas *cofactores*) que resultan imprescindibles para la función catalítica. Como ejemplo podemos mencionar a la enzima más abundante en masa del planeta, denominada *Rubisco* (acrónimo de ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa): está presente en los cloroplastos de todos los organismos fotosintéticos y es la principal responsable de fijar el CO₂ atmosférico en moléculas orgánicas, por lo que resulta fundamental en el ciclo de carbono en la biosfera. Otras proteínas son moléculas receptoras o transportadoras de sustancias a través de la membrana celular (formando, por ejemplo, canales transportadores de iones), y en organismos pluricelulares también pueden desempeñar funciones reguladoras (como la *insulina* y otras hormonas), defensivas (las *inmunoglobulinas* o anticuerpos), o transportadoras de otras moléculas a través del organismo (por ejemplo la *hemoglobina* contenida en los glóbulos rojos, que distribuye el O₂ a través de la sangre de los vertebrados). En conjunto, se considera que una bacteria como *Escherichia coli* puede tener en torno a 3.000 proteínas diferentes, y nuestra especie aproximadamente 23.000, sin incluir las variantes que pueden producirse de cada una de ellas.

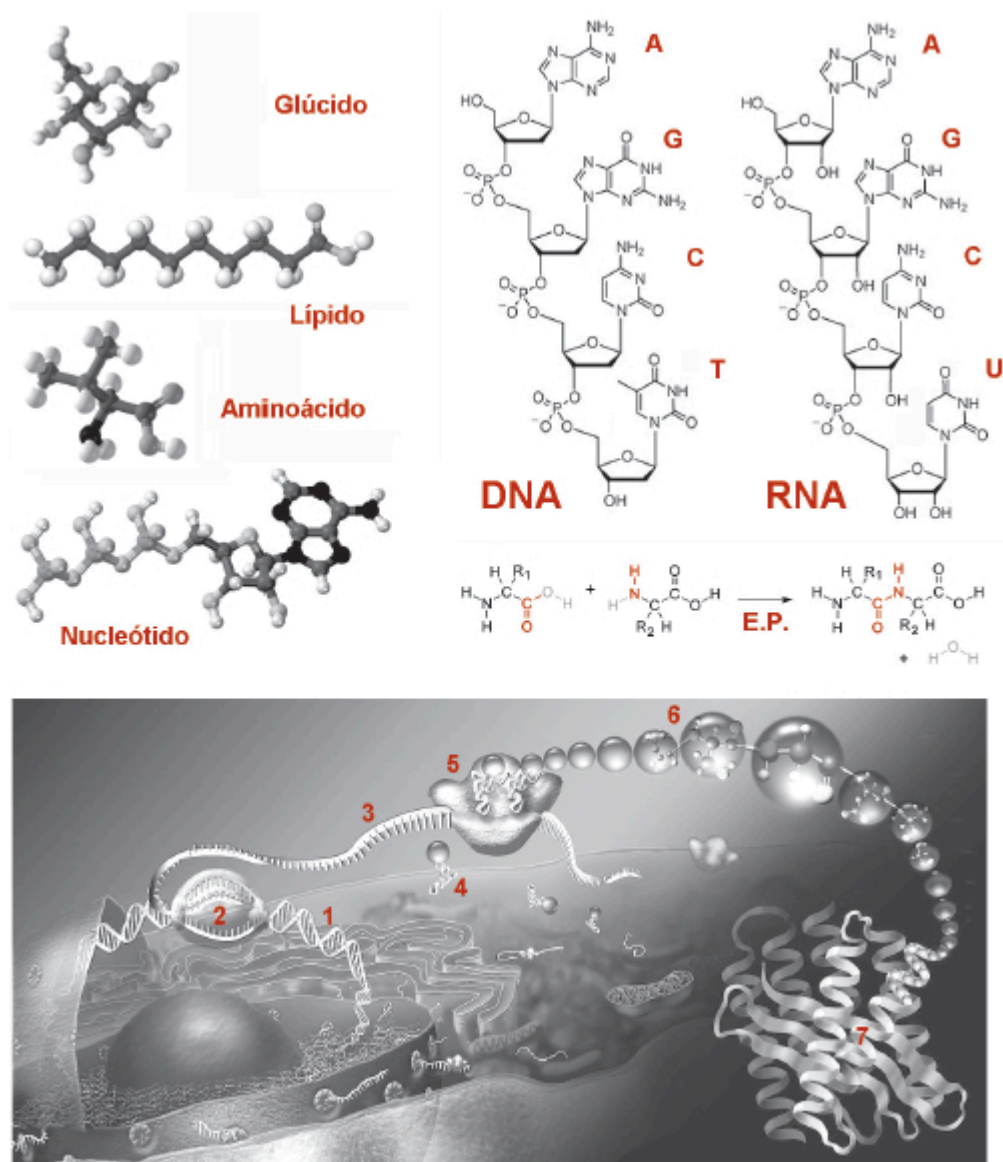


FIGURA 2.1. Las principales moléculas de la vida. A la izquierda se muestra un ejemplo de cada monómero (glucosa, ácido decanoico, valina y ATP, respectivamente), y a la derecha un fragmento de DNA (una de las cadenas de esta molécula) y otro de RNA, con sus cuatro tipos de nucleótidos. Se esquematiza también la formación de un enlace peptídico (E.P.) entre dos aminoácidos (ver detalles en el texto). El panel inferior muestra una representación artística (tomada de *Wikimedia Commons*) del flujo de información genética en una célula eucariótica: un gen de DNA (1) es transcrito por una enzima RNA polimerasa (2) para formar el mRNA (3); dicho mRNA interacciona con moléculas de tRNA que llevan unidos aminoácidos específicos (4) en el ribosoma (5), donde se cataliza la formación secuencial de enlaces peptídicos entre los aminoácidos (6) hasta biosintetizar la proteína (7) que estaba codificada en el gen.

Los ácidos nucleicos son el resultado de la polimerización de nucleótidos. La estructura típica del DNA es una doble hélice formada por dos cadenas de desoxirribonucleótidos monofosfato, cuyas bases nitrogenadas están orientadas hacia el eje de la hélice e interaccionan entre sí siguiendo dos reglas de complementariedad: cuando aparece una A en una cadena en la otra hay una T, y si en una aparece una G en la otra habrá una C.⁸ En el caso del RNA su estructura más estable es una cadena sencilla, que se pliega sobre sí misma a través de, en este caso, tres tipos de interacciones entre bases: A-U, G-C y G-U. Con ello, el RNA puede originar un amplio repertorio de estructuras tridimensionales. La secuencia de bases nitrogenadas de un ácido nucleico (por ejemplo, ATGCAGATTACATACATG en una molécula de DNA) constituye su mensaje genético.

Se denomina *genoma* al conjunto de la información genética que posee una célula o un virus. Centrándonos por el momento en los organismos celulares, sus genomas son de DNA, se estructuran en uno o más *cromosomas* (que pueden ser lineales o circulares) y, en ocasiones, presentan *plásmidos* u otros elementos extracromosomales. La *expresión* de la información genética contenida en un genoma celular consiste en la conversión de la secuencia nucleotídica del DNA en la secuencia aminoacídica de las proteínas codificadas por él, utilizando el RNA como molécula intermediaria, según el esquema general DNA→RNA→Proteína. Los *genes* son regiones del genoma que poseen la

información para ser *transcritos* en forma de RNA mensajero (mRNA, que después será *traducido* por el ribosoma a la proteína que codificaban), o bien en RNA ribosomal (rRNA), de transferencia (tRNA) u otros tipos de RNA. Los genes pueden ser *discontinuos*, es decir, presentar su información dividida en secciones de secuencia (denominadas *exones*) separadas por regiones no codificantes llamadas *intrones*.⁹ Se denomina *splicing* al conjunto de reacciones de corte de intrones y unión de exones requerido para producir el RNA maduro. En los cromosomas, además de genes existen diferentes tipos de secuencias relacionadas con la regulación de la expresión de los genes, así como zonas cuya función se desconoce por el momento.

Un nivel estructural y funcional más complejo que las proteínas y los ácidos nucleicos lo constituyen los agregados formados por estas macromoléculas. Entre ellos destacan los *ribosomas* que, como se mostrará posteriormente, son las partículas formadas por proteínas y rRNA en las que se realiza la traducción del mensaje genético. Otros agregados macromoleculares son los *cromosomas* (con proteínas, además de DNA), el *replisoma* (que constituye el complejo de replicación del DNA), el *complejo de transcripción* del DNA a RNA, o el *proteosoma* (cuya función es la degradación controlada de proteínas). Otro tipo de agregado macromolecular presente en la naturaleza y de gran relevancia evolutiva son los *virus*, parásitos capaces de infectar a todas las especies celulares conocidas. Profundizaremos sobre sus características más adelante, pero en este punto merece la pena destacar que están constituidos por tres componentes principales: un genoma que puede ser de DNA o de RNA, una cápsula (o *cápside*) formada por proteínas, y en algunas familias virales una membrana lipídica exterior.

Por encima de los agregados macromoleculares, el siguiente nivel de complejidad de los seres vivos nos lleva ya a la *célula*, que es la unidad estructural y funcional de la vida. Todas las células están definidas por una membrana celular, formada por una bicapa de lípidos que contiene proteínas de distinto tipo insertadas en ella o asociadas a uno de sus lados. Las células pueden mostrar organización *procariótica*, sin núcleo celular definido ni orgánulos sub-celulares rodeados por membranas. Un nivel de complejidad morfológica mayor presenta la organización celular *eucariótica*, con un núcleo diferenciado del citoplasma y numerosos orgánulos sub-celulares que realizan diferentes funciones, siendo los principales las mitocondrias, cloroplastos (en eucariotas fotosintéticos), retículo endoplasmático, aparato de Golgi, lisosomas, vacuolas, vesículas, centrosoma y citoesqueleto.

Llegado este punto debemos hacer un inciso para indicar que la clasificación actualmente vigente de los seres vivos fue establecida por Carl. R. Woese y sus colaboradores en 1990, mediante técnicas de *filogenia molecular* basadas en la comparación de los genes que codifican el rRNA de la menor de las dos subunidades que poseen los ribosomas. Así, los organismos están clasificados en *tres dominios*: Bacteria (las bacterias), Archaea (las arqueas, inicialmente llamadas arqueobacterias) y Eucarya (los eucariotas).¹⁰ Comparada con la clasificación tradicional en *cinco reinos*, basada en el fenotipo de los organismos (que fue iniciada por Ernst Haeckel cuando en 1866 definió el reino *Protista*, y establecida por Robert H. Whittaker en 1969), los dominios Bacteria y Archaea constituirían el reino *Monera* (los procariotas), mientras que en el dominio Eucarya estarían englobados los reinos *Protista* (los eucariotas unicelulares), *Plantae* (las plantas), *Fungi* (los hongos) y *Animalia* (los animales). Aunque la clasificación basada en la comparación de genes es la más coherente desde el punto de vista evolutivo, la que distingue los cinco reinos se suele utilizar en paralelo cuando queremos referirnos a cuestiones fenotípicas.

Una célula puede constituir en sí misma un *organismo unicelular*, como ocurre en las bacterias, las arqueas, y también en la mayor parte de los eucariotas (los protistas, que incluyen entre otros las algas y hongos unicelulares). En otros casos, la célula puede formar parte de un *organismo pluricelular*. Existen ciertos tipos de bacterias, como ocurre en el caso de las cianobacterias, en que las células se asocian formando filamentos, dentro de los cuales algunas de ellas presentan un cierto grado de especialización funcional. No obstante, la pluricelularidad es un tipo de organización que triunfó plenamente en ciertos linajes cuantitativamente minoritarios de eucariotas, dando lugar a una fracción de las algas y de los hongos, así como a todas las plantas y los animales. En los organismos pluricelulares, las células pueden constituir tejidos, órganos, sistemas y aparatos.

Este rápido repaso por la composición química de la vida nos ha llevado desde el agua hasta, por ejemplo, el sistema nervioso central de un ser humano. Con ello se ponen de manifiesto los distintos niveles de complejidad que puede llegar a adquirir la química cuando se organiza en forma de sistemas vivos. Las características químicas y bioquímicas fundamentales de los

organismos no han variado desde LUCA hasta hoy, lo que nos plantea un gran reto: intentar averiguar cómo se produjo la *transición* o el *salto* entre la química y la biología, hace más de 3.500 Ma.

Aproximaciones al origen de la vida

En biología conocemos las propiedades de los objetos estudiados de forma empírica, lo que depende, como planteó Iris Fry en su obra *La emergencia de la vida en la Tierra*, del contexto histórico y cultural en el que se ha ido realizando cada descubrimiento. Esto es especialmente cierto en el ámbito del origen de la vida, donde lo que hoy sabemos es el resultado de una trayectoria de pensamiento y experimentación que ha ido construyéndose a través de los siglos. Por tanto, una manera lógica y a la vez clarificadora de aproximarnos al tema central de esta sección del libro es repasar cómo se ha ido avanzando históricamente en la investigación sobre el origen de la materia viva.

La vida y la generación espontánea

La idea de que los seres vivos (y el Universo en su conjunto) hubieran sido *creados* por fuerzas sobrenaturales o deidades es tan antigua como nuestra propia capacidad para extraer conclusiones de lo que observamos, pues ésta es la explicación más sencilla ante la sensación de grandiosidad que produce la naturaleza que nos rodea. La asunción del poder infinito de los dioses creadores ha acompañado a las distintas tradiciones culturales humanas durante milenios, dictando por ejemplo nuestra peculiar relación con la muerte. Pero las narraciones míticas sobre los orígenes comenzaron a convivir con hipótesis más racionales y dotadas de un cierto criterio científico desde el nacimiento de la filosofía. Así, los filósofos presocráticos como Anaximandro o Anaxágoras plantearon que los seres vivos surgían espontáneamente a partir de materia inerte como el lodo, el agua, o sustancias orgánicas en descomposición. En el siglo v a.C. Empédocles de Agrigento sintetizó las ideas de su época y postuló que todo lo que nos rodea, incluyendo los animales y las plantas, está formado por la combinación de cuatro *raíces*: agua, tierra, fuego y aire. Continuando esa tradición, y tras observar atentamente muchos fenómenos de la naturaleza, Aristóteles impulsó un siglo más tarde la teoría de la *generación espontánea* (que mucho después empezaría a llamarse también *abiogénesis* o *arqueobiosis*) de los seres vivos. Aristóteles había interpretado que, por ejemplo, los pulgones surgían del rocío que cae sobre una planta, otros insectos de distintos tipos de materia orgánica putrefacta... o incluso que los peces aparecían *de novo* en las charcas cuando, tras un largo período de sequía, comenzaban a llenarse de agua con las primeras lluvias. Se trataba de una teoría *idealista*: la *materia* (un principio pasivo que carece de vida) se podía combinar con la *forma* gracias a una fuerza llamada *entelequia*, adquiriendo así la vida.

Esta hipótesis se mantuvo durante siglos por la autoridad otorgada a la escuela aristotélica, y también porque estaba apoyada en la constatación experimental de que ciertos *animales menores* se originaban desde la materia orgánica en descomposición, por ejemplo a partir de restos de comida o de otro animal muerto dejado a la intemperie. Ante tales evidencias, con las que cualquier persona se topaba en las calles de todas las ciudades y pueblos de la época, en el siglo xvi incluso René Descartes, uno de los padres de la Revolución Científica, apoyó la validez de la generación espontánea. Durante el Renacimiento se suponía que en algún momento toda la vida habría aparecido de la misma forma, con excepción de los seres humanos, que serían obra directa del creador.

Contemporáneo de Descartes, el polifacético científico Jan Baptista van Helmont llegó incluso a proponer una *receta* para producir seres vivos mediante generación espontánea. Tal como se recoge en su *Ortus medicinae*, publicado a título póstumo en 1648: «[...] si colocamos en un tonel la ropa que usamos bajo nuestro atuendo cargada de sudor junto con trigo, al cabo de veintiún días el olor varía, y el fermento, surgiendo de la ropa interior y penetrando a través de las cáscaras del trigo, cambia el trigo en ratones. Pero lo que es más notable aún es que se forman ratones de ambos sexos y que éstos se pueden cruzar con ratones que hayan nacido de manera normal. Y lo que es

verdaderamente increíble es que los ratones que han surgido del trigo y la ropa sucia no son pequeños, ni deformes o defectuosos, sino que son adultos perfectos [...]». En ese caso, el sudor humano era la *fuera vital* que convertía el trigo en ratones. Leído cuatro siglos más tarde este protocolo experimental resulta sorprendente, y además pone en evidencia que no se controlaron todas las variables que intervenían en el proceso, en particular la posible llegada de ratones al tonel atraídos por su nauseabundo olor. Pero también nos sugiere otra reflexión: en esa época, en la que Galileo Galilei ya había sentado las bases de la física moderna, los experimentos que trataban de probar el origen de la materia viva estaban dando aún sus primeros pasos. Unas décadas después Isaac Newton, uno de los mayores científicos de todos los tiempos, también estaba convencido de la validez de la abiogénesis.

No obstante, mientras el físico inglés desentrañaba las bases del movimiento de los astros en el Cosmos, en Italia trabajaba el primer científico que había puesto en duda la teoría planteada por Aristóteles dos mil años antes: Francesco Redi. Este médico y naturalista diseñó un sencillo experimento colocando tres trozos de carne cruda en el interior de otros tantos frascos de vidrio: el primero lo dejó abierto, el segundo lo cubrió con un trozo de gasa que ató fuertemente a la boca del recipiente, y el tercero lo cerró por completo con un tapón de corcho. Permitió que las moscas accedieran al lugar donde había dejado los tres frascos, entrando al primero y posándose sobre la gasa y el tapón de corcho. Al cabo de unos días observó que sólo en la carne del primer frasco aparecían pequeños gusanos blancos, que eran larvas de mosca. Esto demostraba que los gusanos no se habían producido por generación espontánea, pues en ese caso también deberían aparecer en los otros dos frascos, sino que las moscas únicamente habían podido depositar sus huevos en el primer trozo de carne. El experimento era elegante (dentro de los cánones de la época), sus resultados se repetían sustituyendo la carne de ternera por pescado o una víbora muerta, y sus conclusiones, publicadas en 1648, fueron concluyentes. No obstante, la validez de éste y otros experimentos posteriores de Redi fue ampliamente cuestionada, pues nadie más dudaba aún de la generación espontánea.

En cualquier caso, Redi no supo explicar por qué motivo la carne estaba en descomposición en los tres frascos al final de su experimento. ¿Qué fenómeno producía la putrefacción de la materia orgánica, si no eran las larvas de los insectos? Quizá existieran formas de vida más simples, imperceptibles a simple vista. En efecto, se trataba de las bacterias, que comenzarían a observarse cuatro décadas después. Recordemos cómo se empezó a tener conciencia de que existe un mundo microbiano invisible a nuestros ojos. La invención del microscopio se había realizado de manera casi simultánea por Galileo en Italia y por Zacharias Janssen en Holanda, en la última década del siglo XVI. Los primeros instrumentos eran muy simples: tubos provistos de dos lentes (todavía muy mal pulidas) alineadas, con los cuales se podía aumentar la imagen, siempre borrosa y distorsionada, hasta unas 200 veces. En 1664, Robert Hooke realizó las primeras observaciones relevantes en un microscopio que él mismo había diseñado. Comprobó que el corcho era un material muy poroso y formado por un entramado de celdillas, para las que acuñó un nombre que estaba llamado a perdurar: *células*. Posteriormente, Marcello Malpighi observó por primera vez las células vivas que formaban parte de tejidos de plantas y animales.

Pero el protagonista principal en esta historia resumida¹ es el holandés Anton van Leeuwenhoek, un personaje polifacético que se ganaba la vida como comerciante de telas y mercería. Para analizar la calidad de los tejidos, él mismo fabricaba sus propias lupas, dado que había aprendido técnicas de soplado y pulido de vidrio. A partir de ellas, movido por científicos de la época, construyó un buen número de microscopios con un diseño innovador: tenían sólo una lente, pero de gran potencia y extraordinariamente bien pulida. Gracias a los casi 500 aumentos de sus mejores aparatos, en torno a 1676 logró observar por primera vez la sorprendente cantidad de algas y otros *diminutos animáculos* de colores y morfologías diferentes que contenía el agua estancada. Hoy sabemos que eran microorganismos eucarióticos, con tamaños de entre 10 y 40 micras (μm). Mejorando aún más la calidad de sus lentes, a partir de 1683 observó incluso bacterias, cuyo tamaño es de entre 1 y 2 μm . Por tanto, hay un antes y un después de Van Leeuwenhoek: el descubrimiento del variado mundo de microorganismos que nos rodean, y que subyacen a toda la vida que podemos observar a simple vista. Además, su obra pone de manifiesto la fecunda interdependencia que siempre ha existido entre el desarrollo tecnológico y los descubrimientos científicos que de él se derivan. Por tales motivos, este ingenioso comerciante y cuidadoso experimentador ocupa un lugar fundamental en la historia de la ciencia, siendo

considerado el padre de la microbiología.

Gracias al desarrollo de la microscopía, a comienzos del siglo XVIII los microorganismos ya se conocían y algunos se podían observar. En paralelo, se había generalizado una controversia filosófica y científica sobre el funcionamiento de los seres vivos, enfrentando a los *vitalistas* (para quienes éstos no se rigen por las leyes físicas sino que responden a un comportamiento *especial*) y los *mecanicistas* (quienes los consideraban sometidos a las mismas leyes que el resto de la materia). En 1745, el biólogo y sacerdote John T. Needham realizó un experimento para intentar refutar los resultados de Redi y demostrar la validez de la abiogénesis. Hirvió caldo de carne, con lo cual destruía las larvas y los microorganismos existentes, lo introdujo en un frasco y lo tapó. Pero no cerró el recipiente por completo, pues consideraba que el aire debía poder entrar durante el proceso al ser el espíritu vital que desencadenaba la generación espontánea. Días después, distintos microorganismos habían formado colonias en el caldo, lo que él interpretó como vida surgida por generación espontánea. Lógicamente, lo que había ocurrido es que con el aire habían llegado seres vivos microscópicos haciendo perder la esterilidad que el líquido tenía al principio del experimento.

Así lo entendió Lazzaro Spallanzani, otro naturalista y también sacerdote, que estaba convencido de la validez de los resultados que su compatriota Redi había publicado un siglo antes. Para ello, en 1769 diseñó un experimento basado en el de Needham, pero alargando el tiempo de cocción y, sobre todo, sellando perfectamente los recipientes. Al no entrar el aire se evitaba el crecimiento de colonias en su interior, es decir, en condiciones estériles los microorganismos no se creaban a partir de la materia orgánica. Needham, profundizando en una polémica que duraría toda la vida de ambos, argumentó que al evitar el contacto con el aire, Spallanzani destruía la *fuera vegetativa* necesaria para que la abiogénesis se pudiera manifestar. Ante ello, el científico italiano realizó algo muy sencillo: abrió los recipientes que habían estado sellados durante su primer experimento, y observó que al cabo de unos días las colonias de microorganismos crecían sin problemas en el caldo. Es decir, una suficiente cocción de la carne y el mantenimiento de condiciones de esterilidad durante el proceso no acababan con ese supuesto espíritu vital intangible, sino que únicamente impedían la presencia de microorganismos. Con ello se sentaban las bases para la refutación definitiva de la generación espontánea, que aún tardaría un siglo en producirse.

En 1859, el químico francés Louis Pasteur comenzó una serie de experimentos que le llevarían a demostrar sin lugar a dudas que ningún ser vivo, ni siquiera los microorganismos, puede originarse por abiogénesis. Su aproximación experimental consistía en hervir caldo nutritivo (en concreto, extracto de levaduras) dentro de matraces de vidrio cuya boca curvaba en forma de *S* o *cuello de cisne*. Con ello se permitía que el oxígeno, gas que se consideraba fundamental para la vida, fluyera al interior del matraz. Pero esa forma del cuello, que quedaba interiormente humedecida por el líquido que había hervido, impedía la entrada de cualquier ser vivo presente en el aire o en las partículas de polvo: bacterias, otros microorganismos, esporas de hongos o granos de polen. Así, como el líquido del matraz había sido esterilizado y posteriormente no podía contaminarse, se evitaba el crecimiento de vida microbiana en su interior. Sin embargo, si rompía el cuello curvado de alguno de esos matraces, tras unos días crecían en el caldo los microorganismos que habían podido llegar libremente a él. Por tanto, los casos de supuesta generación espontánea debían explicarse como la *contaminación* de la materia orgánica inicial con microorganismos que flotaban en el aire o ya estaban presentes en la muestra inicial.

Ante la controversia creada entre los seguidores de Pasteur y los partidarios que aún quedaban de la hipótesis de Aristóteles, en 1864 la Academia de Ciencias de París ofreció un premio para quienes realizaran en público un experimento concluyente. Los defensores de la generación espontánea (con Félix-Archimède Pouchet a la cabeza) se retiraron de la competición al considerar que no disponían del tiempo suficiente para preparar con cuidado sus experimentos. Pasteur repitió el suyo en el Museo de Historia Natural, con resultados idénticos a los obtenidos en su laboratorio. Esto le llevó a comentar, en una famosa conferencia en la Universidad de la Sorbona: «Jamás podrá rehacerse la doctrina de la generación espontánea del golpe mortal que le he asestado con este sencillo experimento». Curiosamente, si Pouchet hubiera seguido el protocolo experimental de Pasteur pero utilizando su propio caldo de cultivo (él usaba *agua de heno*, que como hoy sabemos contiene microorganismos capaces de sobrevivir a 100 °C), incluso en los matraces con cuello de cisne sometidos a cocción podrían haber aparecido señales de vida microbiana. Esto habría alargado la controversia, pero la conclusión final habría sido la misma. Expresada en palabras de

Pasteur: «La generación espontánea es una quimera».

De hecho, el propio Pasteur y su colega Claude Bernard ya habían descubierto que para esterilizar por completo cualquier líquido la temperatura necesaria es de al menos 120 °C. A partir de ese momento se generalizó el uso del *autoclave*, un instrumento similar a las ollas a presión con el que se alcanza el punto de ebullición del agua a temperatura mayor de 100 °C (en concreto, 121°C trabajando a 2 atmósferas de presión).² En 1870, el biólogo Thomas H. Huxley acuñó los términos *abiogénesis* y *biogénesis* para distinguir entre la ya superada hipótesis de la generación espontánea y la nueva evidencia mostrada por Pasteur, que se sintetizaba en la *ley de la biogénesis*: «Toda vida proviene de la vida». Pero ese brillante enunciado llevaba implícito un gran interrogante: si todo ser vivo procede de otro, ¿cómo pudo surgir *el primero*?

Darwin: el origen

Debemos a Charles R. Darwin las primeras reflexiones científicas sobre el origen de la vida. Como queda patente en sus diarios y cuadernos de notas, este naturalista inglés nacido en 1809 estuvo interesado desde su juventud en las discrepancias sobre la generación espontánea. No obstante, siempre consideró que con los conocimientos científicos de la época no era posible tratar un asunto tan complejo como la aparición de los primeros seres vivos. De hecho, era consciente de que dejaba este tema sin abordar cuando en 1859 (el mismo año en que Pasteur inició los experimentos mencionados) publicó una obra fundamental en la historia de la ciencia que ya hemos citado anteriormente: *El origen de las especies*. A pesar de ello, el último párrafo de este libro resultaba sugerente y realmente visionario: «[...] Estas leyes, tomadas en un sentido más amplio, son: la de *crecimiento con reproducción*; la de *herencia*, que casi está comprendida en la de reproducción; la de *variación* por acción directa e indirecta de las condiciones de vida y por el uso y desuso; una *razón del aumento*, tan elevada, que conduce a una *lucha por la vida*, y como consecuencia a la *selección natural*, que determina la *divergencia de caracteres* y la *extinción* de las formas menos perfeccionadas. [...] Hay grandeza en esta concepción de que la vida, con sus diferentes fuerzas, ha sido alentada en un corto número de formas o en una sola, y que, mientras este planeta ha ido girando según la constante ley de la gravitación, a partir de un principio tan sencillo han evolucionado, y siguen haciéndolo, una infinidad de las más bellas y portentosas formas». La mención expresa a que tanta biodiversidad³ como le había maravillado en su viaje alrededor del mundo pudiera provenir de un corto número de formas o «de una sola» estaba sentando las bases de la aproximación *top-down* al origen de la vida. Y adelantaba un descubrimiento que tardaría 130 años en producirse: todas las especies que hemos habitado en este planeta somos descendientes de LUCA, nuestro último ancestro común.

En cualquier caso, para otros científicos de su época resultaba evidente que el origen de la vida era una cuestión a la que Darwin no había podido (o querido) enfrentarse, y esta situación fue frecuentemente comentada por él en la correspondencia que mantuvo con numerosos amigos y colegas. Así, en una carta escrita en 1860 al geólogo Charles Lyell, de quien tanto había aprendido, se lamentaba: «[...] parecen pensar que hasta que no pueda mostrarse cómo surge la vida no hay ningún beneficio en indicar cómo surgen las formas de vida. Encuentro esto tan lógico (comparando cosas muy grandes con pequeñas) como decir que no tiene utilidad que Newton haya mostrado las leyes de la atracción gravitatoria y los consecuentes movimientos de los planetas dado que no pudo definir qué es la atracción de la gravedad». El naturalista y filósofo Ernst Haeckel, que admiraba profundamente a Darwin, realizaba esta crítica a su obra en 1862: «El principal defecto de la teoría darwiniana es que no arroja luz sobre el origen del organismo primitivo — probablemente una célula simple— del cual han descendido todos los demás. Cuando Darwin asume un acto creativo especial para esta primera especie no es consistente ni, creo, demasiado sincero [...]». En estas líneas, Haeckel también estaba poniendo en evidencia la inconsistencia o falta de valentía de Darwin al incluir, a partir de la segunda edición (publicada en 1860), al *creador* en el último párrafo de su obra. Como se ha podido documentar después, Darwin añadió «alentada por el Creador» como una concesión al ambiente profundamente religioso de su época (del que participaba su esposa, Emma), algo que posteriormente lamentaría haber realizado.

Más tarde, fue también Darwin quien comenzó a intuir los mecanismos graduales que pudieron llevar del mundo inorgánico a la materia viva, lo que nunca reflejó en sus libros pero sí en su

correspondencia. Así, en una carta enviada en 1871 a su amigo, el eminente botánico Joseph D. Hooker, le comentaba: «Se dice frecuentemente que todas las condiciones para la primera producción de un organismo vivo están presentes en la actualidad y podrían haber estado siempre presentes. Pero si (y, ¡oh, qué gran «si»!) pudiéramos concebir una pequeña charca de agua templada que contuviera todo tipo de sales de fósforo y amonio, luz, calor, electricidad, etc., en la cual un compuesto proteico se formara químicamente, quedando listo para sufrir cambios aún más complejos, en la actualidad esa materia sería devorada o absorbida instantáneamente, lo que no habría sido el caso antes de que los seres vivos se formaran». Estas revolucionarias (y privadas, pues en esa época sólo las leyó Hooker) líneas planteaban por primera vez en la historia un comienzo puramente químico de la vida, a partir de diferentes compuestos que reaccionaban entre sí gracias a alguna fuente de energía presente en el medio. Esta idea de Darwin iniciaba la aproximación *bottom-up* al origen de la vida, de la que hablaremos posteriormente.

Una reflexión en esta misma línea la encontramos en una misiva enviada por Darwin al geólogo Daniel Mackintosh en 1882: «Aunque en mi opinión no hay evidencia de que un ser vivo haya sido desarrollado a partir de materia inorgánica, no puedo evitar pensar en la posibilidad de que esto se pruebe algún día, de acuerdo a la ley de la continuidad. Recuerdo el tiempo, hace más de cincuenta años, en el que se decía que ninguna sustancia presente en una planta o un animal podía ser producida sin ayuda de la fuerza vital. [...] Si alguna vez se prueba que la vida se puede originar en este mundo, los fenómenos vitales quedarán englobados bajo alguna ley general de la naturaleza». La referencia temporal introducida por Darwin recordaba que, en 1828, el químico Friedrich Wöhler había desarrollado un proceso de síntesis en laboratorio de la urea (molécula orgánica producida por muchos seres vivos) a partir de una sal inorgánica llamada cianato de amonio. Con ello, la urea se había convertido en el primer compuesto orgánico sintetizado a partir de reactivos inorgánicos «sin la ayuda de un riñón animal», lo que refutaba definitivamente la hipótesis del vitalismo, defendida en la época por quien fuera maestro de Wöhler, el químico Jöns J. Berzelius. Este científico había establecido la división entre materia orgánica e inorgánica, indicando que los compuestos orgánicos sólo podían formarse en los seres vivos y no por combinación de moléculas inorgánicas. Pero incluso antes que la urea, su alumno ya había sintetizado otro compuesto orgánico a partir de reactivos inorgánicos, aunque no fue capaz de caracterizarlo: el oxalato de amonio. Por ello, muchos investigadores consideran a Wöhler el precursor de la química prebiótica experimental, aunque en realidad sus experimentos no estaban enfocados a investigar sobre el origen de la vida.

Como hemos mostrado, a pesar de que Darwin no trató directamente el tema del origen de la vida en sus publicaciones, en alguna de ellas y sobre todo en su correspondencia dio las primeras claves para abordar esta cuestión con las herramientas de la ciencia. Terminaremos esta primera aparición de Darwin en el libro reproduciendo un fragmento de otra carta suya, enviada al biólogo George C. Wallich el 28 de marzo de 1882, tres semanas antes de fallecer: «Intencionadamente he dejado el tema del Origen de la Vida fuera del cuadro, al estar *ultra vires* en el estado actual de nuestro conocimiento, y he tratado sólo del mecanismo de sucesión. No he encontrado evidencia mínimamente creíble sobre la llamada generación espontánea. [...] Creo que el principio de continuidad hace probable que en el futuro la vida sea mostrada como una parte o consecuencia de una ley general; pero esto son sólo conjeturas y no ciencia».

Merece la pena destacar en este punto que, aunque su obra no fue conocida por Darwin, fue contemporáneo suyo Gregor J. Mendel, un monje y naturalista cuyos cuidadosos experimentos permitieron descubrir los principios básicos de la *herencia biológica*, que sentarían las bases de una disciplina más tarde denominada *genética*. El laboratorio de Mendel fue siempre el jardín del monasterio de Santo Tomás en Brno, en la actual República Checa, donde realizó experimentos de hibridación artificial de guisantes (la especie *Pisum sativum*) y otras muchas plantas. A partir de un intenso trabajo durante quince años, logró demostrar que los caracteres hereditarios son aquellos que se transmiten de una generación a la siguiente de manera reproducible, y que cada uno de ellos está gobernado por un *factor de naturaleza particulada* (posteriormente denominado *gen*), por contraposición a la idea predominante a mediados del siglo XIX que concebía la herencia como un fluido. Con ello, estableció las leyes que rigen la transmisión de los caracteres entre los organismos progenitores y su descendencia.

Mendel publicó sus resultados en 1866, en la obra escrita en alemán *Experimentos de hibridación en plantas*. Gracias a ello, los extraordinarios hallazgos del hoy considerado como padre de la

genética lograron traspasar esos muros entre los cuales habían dado fruto sus plantas y sus ideas. No obstante, este ensayo tardaría casi cuarenta años en ser redescubierto. Así, a principios del siglo xx William Bateson acuñó el término *genética*, y Walter Sutton propuso la *teoría cromosómica de la herencia* al comprobar que las propiedades de los cromosomas se correspondían con las de esas unidades particuladas postuladas por Mendel. Poco después Thomas H. Morgan, trabajando con la mosca *Drosophila melanogaster*, determinó que los cromosomas consisten en una disposición lineal de *genes*.

Oparin y Haldane

Siguiendo las ideas de Darwin, en la década de 1920 Alexandr I. Oparin y John B. S. Haldane publicaron de forma independiente los dos primeros textos dedicados específicamente al origen de la vida. En ellos proponían una serie de etapas químicas que habrían tenido lugar en los océanos primitivos y que permitieron llegar hasta los primeros seres vivos. En cierta medida, sus planteamientos pueden considerarse una adaptación de la teoría de la generación espontánea, desprovista de toda su carga espiritual, al ámbito del origen de la vida. El bioquímico ruso Oparin poseía una sólida formación científica que incluía amplios conocimientos de geología y astronomía. En 1924, siete años después de la Revolución Rusa, publicó en la editorial El Trabajador Moscovita un libro titulado *El origen de la vida*, que habría de suponer un punto de inflexión en este campo. No obstante, en Europa Occidental y Estados Unidos no fueron conocidas sus ideas hasta 1938, cuando una versión más completa de su obra fue traducida al inglés. A partir de ese momento sus planteamientos comenzaron a influir en generaciones de científicos posteriores. Formado en el materialismo dialéctico, Oparin explicaba el origen de la vida únicamente a partir de reacciones físicas y químicas, que permitían transformar compuestos simples en sistemas complejos auto-replicantes.

Su modelo se basaba en la consideración de una atmósfera terrestre primitiva muy diferente de la actual. El aire que nos rodea está compuesto por nitrógeno molecular (N_2 , el 78 % del total), oxígeno (O_2 , 21 %), argón (Ar, 0,9 %), trazas de dióxido de carbono (CO_2) y otros gases. Por el contrario, para Oparin la atmósfera inicial estaría formada por gases muy *reducidos* o ricos en átomos de hidrógeno: metano (CH_4), amoníaco (NH_3), hidrógeno (H_2) y vapor de agua (H_2O). Estos gases podrían reaccionar entre sí gracias a las descargas eléctricas producidas por las tormentas, la energía geotérmica resultante de la actividad volcánica y la radiación ultravioleta procedente del Sol. Con ello, según Oparin: «La etapa inicial del origen de la vida tuvo que ser la formación de las sustancias orgánicas, la producción del material básico que más tarde habría de servir para la formación de todos los seres vivos». Entre los compuestos sintetizados estarían los aminoácidos, y éstos podrían reaccionar entre sí sobre la superficie de las rocas calientes, humedecidas por el agua que realizaba ciclos de evaporación, condensación y precipitación: de esta forma se habrían formado los primeros péptidos y proteínas.

Las lluvias torrenciales producidas tras el enfriamiento de nuestro planeta generarían grandes corrientes que atravesaban las tierras emergidas hasta formar inmensos océanos, a los que era arrastrado un repertorio cada vez más rico de moléculas orgánicas sintetizadas. Para denominar a esa mezcla de compuestos en disolución, Oparin utilizó una metáfora que es ampliamente conocida desde entonces: la *sopa primitiva*. En ese medio acuoso, las proteínas se agruparían entre sí formando agregados, a los que llamó *coacervados*, separados de la disolución gracias a una membrana lipídica que los rodeaba. Esta hipótesis estaba sustentada por la evidencia experimental de que tales agregados proteicos se formaban y encapsulaban en condiciones de laboratorio. A partir de ese punto del modelo, los coacervados podrían experimentar distintas etapas de evolución química, incluyendo la formación de alguna proteína con actividad enzimática. Con ello, según Oparin tales sistemas *proto-biontes* habrían sido el punto de partida para la evolución biológica. No obstante, hoy sabemos que el parecido de los coacervados con las células es meramente morfológico, y no tienen similitud con ellas en cuanto a su composición, estructura o funcionalidad.⁴ En cualquier caso, este modelo permitía establecer un nexo entre las primeras moléculas inorgánicas gaseosas y los seres vivos, por lo que Oparin es unánimemente considerado como el padre de la teoría del origen bioquímico de la vida.⁵

Por su parte, el genetista y biólogo evolutivo inglés Haldane estuvo siempre interesado por una

cuestión que consideraba esencial para el conocimiento humano: el paso de la materia inanimada a los seres vivos. Sin haber tenido conocimiento previo de la obra de Oparin, en 1929 publicó un artículo titulado *El origen de la vida* en una revista cuyo nombre nos da idea sobre la postura ideológica de su autor: *The Rationalist Annual*. De Hecho, Haldane era un firme partidario de las posturas materialistas para explicar la aparición de la vida, y sus obras contribuyeron a erradicar el vitalismo en el pensamiento científico occidental. Además, participó decisivamente en la *Teoría sintética de la evolución*, como se comentará más adelante.

En el modelo de Haldane para la formación de los primeros seres vivos, la atmósfera primitiva era anoxigénica (es decir, carecía de oxígeno) y estaba compuesta por los mismos gases reducidos propuestos por Oparin. Pero, como particularidad, contenía también dióxido de carbono al ser ésta una de las moléculas que se emiten en las erupciones volcánicas. La radiación ultravioleta del Sol habría desencadenado la reacción entre estos gases: «Cuando la luz ultravioleta actúa sobre una mezcla de agua, dióxido de carbono y amoníaco, se forma una gran variedad de sustancias orgánicas, incluyendo azúcares y aparentemente algunos de los materiales de los que están hechas las proteínas». El océano primitivo de la Tierra se habría convertido en un gran laboratorio químico, similar a una *sopa diluida caliente* formada por distintas moléculas, dando lugar a reacciones progresivamente más complejas. Así, tanto Oparin como Haldane postulaban la existencia de *sopas* o *caldos* iniciales con recetas parecidas, que corresponderían al contenido del pequeño charco de agua templada propuesto por Darwin en 1871. A partir de esos caldos primigenios se podrían formar, como escribió Haldane, «las primeras cosas vivas o medio-vivas» capaces de reproducirse. En su modelo, tales sistemas proto-biológicos se rodearían posteriormente de membranas lipídicas y podrían encapsular moléculas auto-replicativas, dando lugar a las primeras células. Una aportación peculiar de Haldane es que para él los bacteriófagos (virus capaces de infectar bacterias, descubiertos en esa época) podrían considerarse etapas intermedias entre las enzimas y las entidades realmente vivas. Por otra parte, Haldane coincidía con Oparin en que los primeros seres vivos fueron probablemente bacterias *heterotróficas*, pues utilizarían como fuente de carbono las moléculas orgánicas presentes en la sopa primitiva, en lugar de fijar de forma *autotrófica* el CO₂ atmosférico como veremos más adelante.

Es destacable el hecho de que, pese a haber trabajado independientemente, Oparin y Haldane plantearon modelos (básicamente teóricos, aunque con ciertos componentes experimentales) muy similares, proponiendo una evolución química secuencial en la Tierra primitiva hasta la formación de proto-células. Esta coincidencia sugiere que quizá cualquier científico de su época que conociera la obra de Darwin y dominara la bioquímica podría haber propuesto un esquema parecido. Así, la *Hipótesis de Oparin-Haldane*, que al principio fue difícil de aceptar por sus colegas, constituye el primer planteamiento científico en el campo del origen de la vida. Los caminos abiertos fueron posteriormente explorados por químicos orgánicos, geoquímicos y bioquímicos en todo el mundo, hasta que, un cuarto de siglo más tarde, se dio el salto definitivo a la ciencia experimental.

La química prebiótica

La primera sección de este libro terminaba con una descripción de cómo se formó la Tierra y qué procesos ocurrieron durante las primeras etapas de su historia. Este capítulo va a retomar la narración en ese punto, describiendo cómo pensamos que era nuestro planeta cuando se produjeron las reacciones que acabarían dando lugar a los seres vivos. A continuación se mostrarán las primeras etapas del largo camino hacia la vida, englobadas en el campo de la *química prebiótica*. Como veremos, diferentes experimentos han demostrado que, a partir del repertorio de moléculas probablemente presentes en la Tierra primitiva, es posible la síntesis abiótica de diferentes compuestos incluyendo aminoácidos, bases nitrogenadas, azúcares, nucleótidos, lípidos y otras biomoléculas, así como la formación de biopolímeros a partir de ellos.

La Tierra primitiva

El sistema Tierra-Luna se formó hace unos 4.570 Ma, y en su origen nuestro planeta era probablemente muy similar a muchos otros dentro y fuera del Sistema Solar: un lugar inhóspito en el que nada parecía indicar el floreciente futuro que le esperaba. Durante unos 170 Ma (un período mucho más corto que el considerado hasta hace una década), la superficie de la Tierra se vio sometida a un bombardeo muy intenso de planetesimales, asteroides y cometas, ya que eran muchos los fragmentos de un Sistema Solar aún en formación que seguían chocando contra nuestro planeta e incrementando su masa progresivamente. La energía liberada por los impactos produjo un gran aumento de la temperatura terrestre. A ese calentamiento también contribuyó la desintegración de isótopos radiactivos (de uranio, torio y potasio) presentes en el planeta, proceso que persiste en la actualidad. Parte del manto de la Tierra se fundió, formando un océano magmático con una profundidad estimada en unos 1.000 km, que cubría por completo nuestro planeta, aún no de color azul sino rojo. Los materiales más densos se sumergían en ese océano incandescente, mientras que la desgasificación del magma fue formando la atmósfera terrestre (que probablemente tendría un tono rosado) de la que parte de los gases más ligeros escaparon de la atracción gravitatoria. Además, con los meteoritos y núcleos de cometas nos había ido llegando no sólo un amplio repertorio de moléculas orgánicas, sino gran parte del agua existente en la Tierra, que se evaporaba antes de entrar en contacto con su superficie. Así, aunque no existe un consenso sobre el porcentaje, en cada vaso de agua que bebemos una proporción importante es extraterrestre¹.

El océano magmático global fue cristalizándose y comenzaron a emerger algunas islas volcánicas. Los datos más recientes indican que ese magma se había solidificado por completo hace 4.400 Ma, y que durante los 50 Ma siguientes el enfriamiento del planeta permitió la formación de una corteza continental y un océano de agua líquida: la Tierra comenzó a tener litosfera, hidrosfera y atmósfera. La existencia de dicha corteza continental temprana ha sido demostrada gracias al hallazgo por el grupo de Colin M. Graham en Jack Hills, Australia, de cristales de zircón² de entre 4.400 Ma y 4.350 Ma de antigüedad. En el momento de su formación, que requiere la existencia de agua líquida, estos zircons incorporaron en su interior pequeños cristales de los componentes del granito, roca que es el constituyente mayoritario de la corteza continental. Se considera que esa corteza era rica en minerales de sodio, a diferencia de la actual, que está más enriquecida en potasio.

En cuanto al océano primitivo, pudo formarse como consecuencia del enfriamiento del planeta, la condensación de las ingentes cantidades de vapor de agua de su atmósfera, y las lluvias torrenciales que caerían sobre la corteza, disolviendo (tal como había planteado Oparin) parte de sus sales minerales. La salinidad media de ese océano se considera que sería entre 1,5 y 2 veces mayor que la de los actuales, estando especialmente enriquecido en iones Na⁺ y Cl⁻. Sobre su pH

no existe ningún consenso, pues en función de los diferentes niveles de CO₂ que se supongan para la atmósfera (y, por tanto, su potencial difusión en las aguas) se han propuesto valores que varían entre 4 y 10: es decir, el océano podría haber sido ácido, neutro o alcalino. Por último, no existen evidencias sobre cuál pudo ser la temperatura media de esas aguas, y las estimaciones realizadas por distintos autores se mueven en un rango de 30 °C a 70 °C.

Los datos actuales sugieren que desde hace 4.400 Ma hasta hace 4.000 Ma hubo muchos menos impactos meteoríticos y cometarios de los tradicionalmente supuestos para esta época, por lo que es probable que la mayor parte del eón Hadeico fuera relativamente tranquilo en nuestro planeta. Así, en esa época se podrían dar ya todas las condiciones necesarias para la aparición de la vida en la Tierra, aunque no existe ninguna prueba de que esto ocurriera a una edad tan temprana. Posteriormente, entre 4.000 y 3.850 Ma, se produjo una nueva etapa de impactos generalizados de meteoritos y núcleos de cometas, conocida como fase de *bombardeo masivo tardío*. Este hecho estuvo provocado por una modificación de las órbitas de Júpiter y Saturno que desestabilizó el cinturón de asteroides e impulsó gran cantidad de material hacia los planetas interiores del Sistema Solar. Actualmente se discute si el bombardeo masivo fue tan intenso como para haber *esterilizado* cualquier eventual formación previa de sistemas vivos en la Tierra. En cualquier caso, desde hace 3.850 Ma ya sí se daban en nuestro planeta las condiciones geofísicas y geoquímicas como para que las reacciones de la química prebiótica exploraran todo su potencial, quizá aprovechando algunos componentes moleculares generados con anterioridad.

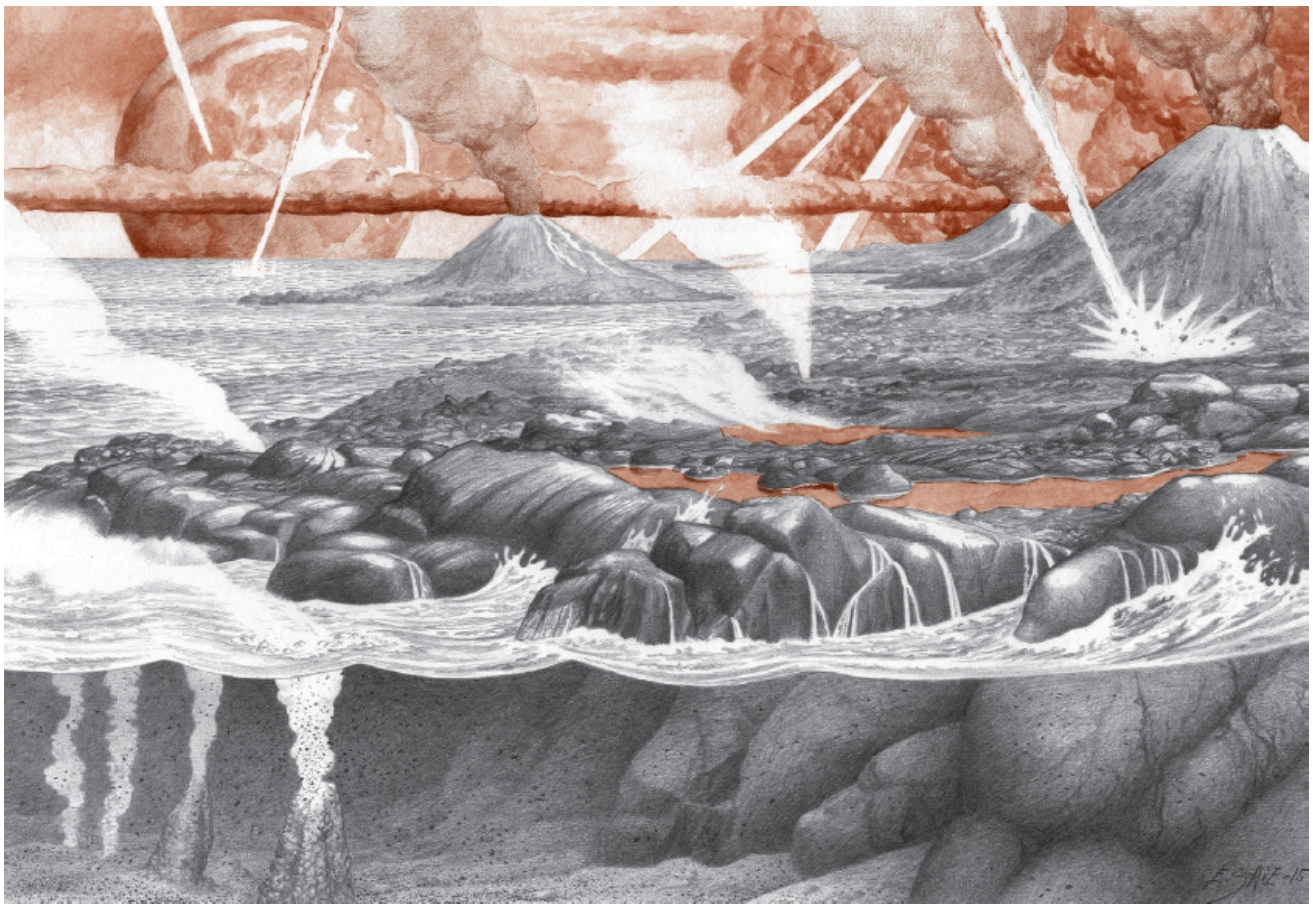


FIGURA Recreación artística de un paisaje de la Tierra primitiva, mostrando los diferentes ambientes que podrían estar presentes en nuestro planeta hace aproximadamente 3.850 millones de años. © Eduardo Saiz Alonso.

Las *rocas sedimentarias* (cuya génesis habitualmente se produce en ambientes acuáticos) más antiguas de las que se tiene constancia datan de hace entre 4.200 y 3.900 Ma, y corresponden a la formación de Isua, en Groenlandia. La relación entre isótopos del carbono detectada en rocas de esa formación algo más jóvenes (de hace 3.800 Ma) podría deberse a procesos *biológicos* (que siempre escogen el isótopo más ligero de los elementos) de fijación de CO₂. Así, tal vez la vida sobre la Tierra sea tan antigua como esas rocas de Isua. Por otra parte, debido a la menor luminosidad del Sol hace unos 3.850 Ma, en esa época la radiación que llegaba a la superficie de la Tierra era aproximadamente el 70 % de la actual en el espectro visible y el infrarrojo. Sin embargo, como nuestra atmósfera carecía de oxígeno y por tanto de una capa de ozono protectora, la intensidad de

la radiación ultravioleta que alcanzaba la superficie del océano y de las tierras emergidas se ha estimado entre 6 y 100 veces mayor que la actual. La Tierra había ido perdiendo progresivamente parte de su calor inicial, aunque la atmósfera estaba enriquecida con gases provenientes del vulcanismo, que podrían haber generado un efecto invernadero importante (principalmente debido al CO₂ y al CH₄). Así, es probable que a nivel superficial las temperaturas no fueran extremas, aunque existirían importantes fluctuaciones térmicas, diferentes a distintas latitudes.

Resulta muy sugerente imaginar cómo sería nuestro planeta en la época comprendida entre los 3.850 Ma y los 3.500 Ma, un período clave en el que los sistemas vivos aparecieron y se diversificaron. Desafortunadamente, existen muy pocas rocas de aquella época y la mayoría han sufrido una metamorfosis y erosión muy intensas, por lo que la información directa que nos ha llegado es escasísima. Tampoco tenemos evidencias claras sobre las condiciones ambientales de la época. Lo que sí sabemos es que las primeras fases del camino hacia la vida se produjeron por reacción de los gases presentes en la atmósfera y por la interacción entre las moléculas orgánicas sencillas (formadas tanto dentro como fuera de nuestro planeta, como veremos) que se fueron acumulando en el agua. Ese gran océano primitivo podemos imaginarlo como una masa de agua muy turbia, con multitud de moléculas disueltas y otras en suspensión junto a fragmentos de minerales y rocas, en cuyo lecho burbujearían los gases expulsados por volcanes submarinos y emanaciones hidrotermales. Suponemos que en distintas zonas de aquel océano existirían grandes diferencias de temperatura, presión, salinidad, pH y concentración de compuestos orgánicos. Esto originaría *gradientes* o variaciones de diversos parámetros fisicoquímicos, muy útiles para explorar una amplia variedad de reacciones entre las moléculas, tanto en disolución como asociadas a las superficies del fondo o de las partículas minerales arrastradas por las corrientes submarinas. Los escenarios estaban listos y la química prebiótica entraba en escena.

Los pioneros: Miller y Oró

Como se indicó en el capítulo anterior, las obras de Darwin, Oparin y Haldane proponían moléculas muy sencillas como punto de partida para la formación de los seres vivos. Además, durante el siglo XIX se habían realizado experimentos que demostraban cómo las moléculas orgánicas no son sólo producidas por las células, sino que es posible sintetizarlas a partir de reactivos inorgánicos. Tras los ya citados trabajos de Wöhler, que permitieron la síntesis en el laboratorio del oxalato de amonio y la urea, en 1850 Adolph Strecker obtuvo el aminoácido alanina a partir de compuestos orgánicos e inorgánicos sencillos: acetaldehído (CH₃-CHO), ácido cianhídrico (HCN) y amoníaco (NH₃). En 1861, Alexander M. Butlerov mostró que, en presencia de catalizadores alcalinos como el hidróxido de calcio, el formaldehído (H-CHO) puede condensarse para formar azúcares de distinto número de átomos de carbono, en un proceso que se denominó *reacción de formosa*.³

Durante las primeras décadas del siglo XX destaca la obra de dos científicos nunca suficientemente reconocidos, a pesar de que realizaron experimentos orientados hacia la formación de materia viva partiendo de compuestos inorgánicos. El primero de ellos es el español José Rodríguez Carracido, quien en 1917 propuso que algunas moléculas inorgánicas podrían originar compuestos orgánicos similares a las proteínas (los *albuminoides*) y éstos podrían evolucionar para dar lugar a las primeras células. Suya es una frase realmente premonitoria: «Será posible, aunque de modo limitado, la síntesis de la más rudimentaria expresión de la materia viva». Por su parte, el mexicano Alfonso L. Herrera realizó desde 1924 experimentos mezclando aceite, hidrocarburos y resinas, con los que obtenía estructuras microscópicas a las que llamó *sulfobios*, con cierta organización interna (aunque luego se demostró que no poseían las características definitorias de las células). Elaboró la teoría de la *plasmogénesis* para explicar la formación del protoplasma como paso fundamental en el origen de la vida.

Todos estos antecedentes fueron fundamentales durante la formación como químico de Stanley L. Miller, nacido en 1930. A sus veintidós años, nada más terminar la licenciatura, decidió hacer su tesis doctoral sobre un tema que le resultaba fascinante: el origen de la vida. De hecho, se había sentido profundamente marcado por tres obras muy inspiradoras: *El origen de la vida* (de Oparin, obra que conoció en su traducción al inglés de 1938), *Las bases físicas de la vida* (de Bernal, editado en 1951) y *Los planetas: su origen y desarrollo* (publicado por Harold C. Urey en 1952). Gracias a su tesón e insistencia logró convencer a Urey, un científico muy prestigioso que había recibido el

premio Nobel de Química en 1934, para que le permitiera trabajar en su laboratorio de la Universidad de Chicago. Lo que Miller propuso a Urey como tema de investigación era nada menos que probar experimentalmente el modelo de Oparin sobre el origen de las primeras biomoléculas a partir de los gases presentes en la Tierra primitiva. Como vimos, la atmósfera propuesta por Oparin (que el propio Urey apoyaba) contenía cuatro gases fuertemente reductores derivados del vulcanismo inicial: metano, amoníaco, hidrógeno y vapor de agua. Por tanto, el experimento que planteaba Miller debía realizarse en un medio *anaeróbico*, es decir, sin oxígeno. Además, como la química que quería recrear era anterior a la existencia de los seres vivos, el experimento precisaba condiciones *abióticas*: tenía que impedir la participación de cualquier agente o actividad biológica. Por tanto, era necesario esterilizar todo el material que se iba a utilizar, algo habitual en medicina desde los tiempos de Pasteur, pero no en un laboratorio de química.

Miller era un científico entusiasta y además un experimentador cuidadoso, por lo que no tuvo problema en trabajar en esas condiciones tan exigentes. Además, como se requiere al ser pionero en una disciplina experimental, tuvo que diseñar y construir el dispositivo que necesitaba. El famoso *matraz de Miller* constaba en realidad de un sistema cerrado de vidrio (del que se había extraído el aire y cuyo interior había sido esterilizado) relativamente complejo, con un matraz en el que se ponía a hervir agua para producir vapor, un tubo por el que llegaban al dispositivo los otros tres gases a las presiones deseadas, y otro matraz de reacción más grande que estaba atravesado por dos electrodos de tungsteno. Bajo este matraz, cuyo contenido equivalía a la *atmósfera primitiva*, un condensador permitía enfriar y licuar los productos generados en la reacción, que irían formando una versión de laboratorio del *océano primitivo* o de la *sopa prebiótica* propuesta por sus ilustres predecesores.

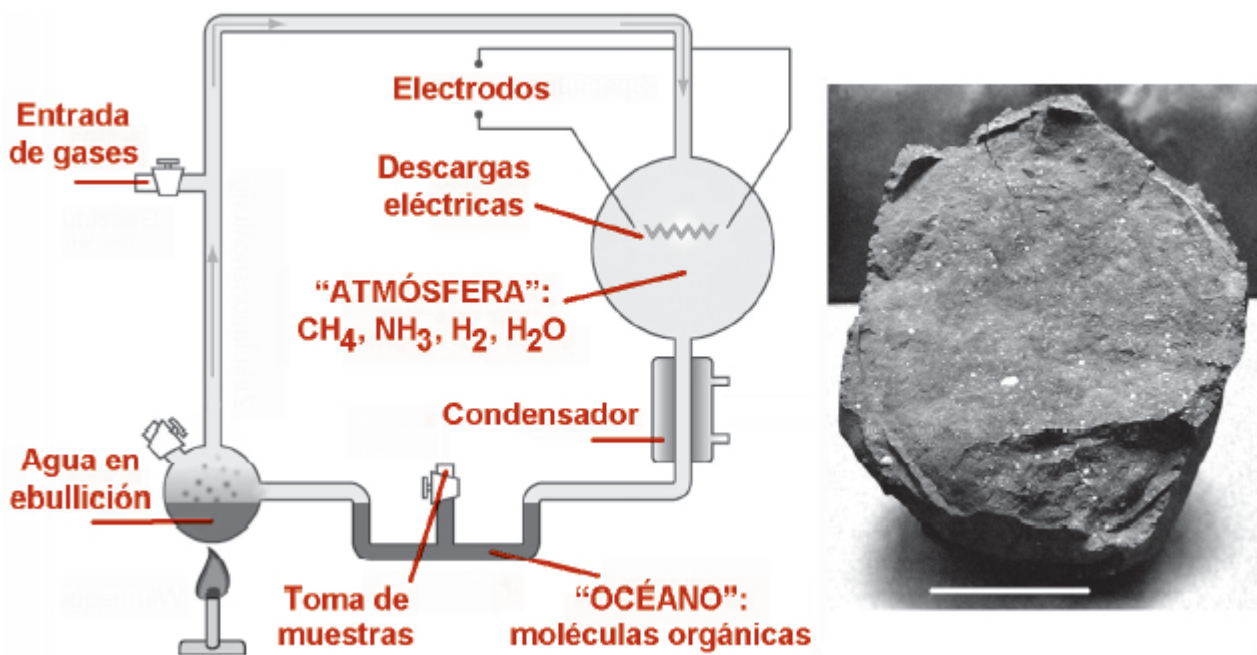


FIGURA 2.3. Representación esquemática del primer experimento realizado por Stanley L. Miller, con el que inauguró la química prebiótica como disciplina experimental (ver detalles en el texto). Figura elaborada por el autor. A la derecha se muestra un fragmento del meteorito Murchison, una condrita carbonácea formada durante el origen del Sistema Solar y caída en Australia en el año 1969. El análisis de su materia orgánica reveló que contenía aminoácidos y otras biomoléculas similares a las producidas en el experimento de Miller. La línea blanca introducida como escala indica una longitud de 3 cm. Fotografía tomada por el autor en el Museo de Historia Natural de Washington, Estados Unidos.

Para simular los múltiples aportes de energía activos en la Tierra primitiva, aspecto sobre el que Oparin y Haldane tenían propuestas ligeramente diferentes, Miller se decantó por las descargas eléctricas, utilizando inicialmente un generador de 60.000 voltios. Con ello, el mantenimiento de un arco voltaico o *chispa* durante muchas horas equivaldría a los rayos producidos en las enormes tormentas que debieron existir en nuestro planeta. Miller escogió esta forma de energía frente a otras de las propuestas por Oparin y Haldane por la facilidad de producción de chispas de manera controlada en el laboratorio. Además, a diferencia de la radiación UV o del calentamiento de la mezcla de reacción, las descargas eléctricas son muy eficientes en la síntesis de HCN, una molécula

que (a pesar de ser un potente veneno para nosotros) actúa como intermediaria en la síntesis de distintas biomoléculas, como veremos en varias ocasiones a lo largo de estas páginas.

Una semana después de comenzar el experimento, Miller y Urey observaron la formación de materia orgánica que teñía de color marrón claro las paredes internas del matraz de reacción. Al analizar la composición del océano experimental, se comprobó que no contenía una mezcla aleatoria de múltiples compuestos, sino un conjunto limitado de moléculas, muchas de las cuales están presentes en todos los seres vivos, además de una sustancia insoluble conocida como *tholin*. Entre las moléculas detectadas estaban el propio HCN, formaldehído, ácido fórmico, ácido acético, acetileno, urea, algunos hidroxiaácidos... y también la glicina y otros aminoácidos de los que constituyen las proteínas. Por tanto, como habían propuesto Oparin y Haldane, los monómeros de las proteínas se pueden originar a partir de una mezcla de gases reducidos en presencia de una fuente de energía. Los resultados de ese revolucionario experimento fueron publicados en la revista *Science* el 15 de mayo de 1953, en un artículo que Urey prefirió no firmar para dar a su joven estudiante toda la relevancia que merecía.

Posteriormente, el propio Miller realizó diversas variantes de su aproximación experimental a los primeros pasos de la vida, modificando parámetros como la composición gaseosa de la *atmósfera* experimental o la fuente de energía utilizada. Uno de los cambios más fructíferos en la mezcla de gases consistió en sustituir el amoníaco por nitrógeno molecular (N_2), con lo que además de otras biomoléculas se producían 13 de los 20 aminoácidos presentes en las proteínas.⁴ En diferentes versiones del experimento, algunas realizadas en otros laboratorios, se han probado distintos grados de acidez del agua utilizada en la reacción, así como la presencia de gases producidos en erupciones volcánicas, como el sulfuro de hidrógeno (H_2S) o el dióxido de azufre (SO_2). Además, se ha demostrado que el rendimiento del proceso aumenta al introducir en el sistema aerosoles o superficies minerales, pues ambos medios heterogéneos favorecen la cinética de las reacciones biosintéticas. De hecho, tras la muerte de Miller en 2007 Jeffrey L. Bada, Antonio Lazcano, Jim Cleaves y otros de sus colaboradores analizaron con mayor detalle algunos viales que aún contenían las sustancias producidas por él en experimentos asociados al vulcanismo: se detectaron 22 aminoácidos, la mayor parte de los cuales no habían sido identificados en los experimentos originales.

En procesos biosintéticos de este tipo, tanto Miller como otros científicos comprobaron que una atmósfera menos reductora que la supuesta por Urey (en concreto, con presencia de monóxido o dióxido de carbono como fuentes de carbono alternativas al metano) disminuye notablemente no sólo la cantidad sino también la variedad de biomoléculas producidas, hasta el punto de que la glicina es prácticamente el único aminoácido formado. Por tanto, la implicación en el origen de la vida de esta vía de síntesis abiótica de aminoácidos depende fuertemente de cómo fuera nuestra atmósfera hace unos 4.000 Ma. Así, si era reductora en su totalidad o en algunas zonas (por ejemplo, en las áreas volcánicas), lo más probable es que los aminoácidos y otros monómeros imprescindibles para la vida se sintetizaran en la Tierra. Por el contrario, si la atmósfera era oxidante en su totalidad, una síntesis de aminoácidos *tipo Miller* tendría que haberse producido *en otro lugar*, por ejemplo en ciertos meteoritos o núcleos de cometas, tal como comentaremos a continuación. Esto implica que la *sopa* que se fue cocinando en nuestro planeta podría haber tenido un sabor exótico aportado por los ingredientes extraterrestres.

El experimento de Miller fue tan relevante por sus resultados concretos como por las nuevas preguntas que permitió plantear. Pero sobre todo resultó trascendental porque sirvió para fundar una nueva disciplina: la química prebiótica. Así, al igual que Oparin y Haldane habían establecido que el origen de la vida es un asunto científico, Miller lo convirtió en una cuestión abordable por la ciencia experimental. Es decir, trasladó esta investigación desde los despachos y las bibliotecas a los laboratorios.

El siguiente hito relevante en química prebiótica se produjo en 1959 y fue realizado por un bioquímico nacido en Lleida que llevaba varios años trabajando en la Universidad de Houston: Joan Oró. Tras lograr la síntesis de aminoácidos a partir de sus precursores en disolución (una aproximación alternativa a la de Miller), a finales de ese año logró demostrar que la adenina (como vimos, una de las bases nitrogenadas de los ácidos nucleicos) se podía sintetizar por condensación de cinco moléculas de HCN en medio oscuro. La primera síntesis abiótica de adenina se logró haciendo burbujear HCN a través de una disolución acuosa de amoníaco a 70 °C durante varios días: el HCN originaba varios compuestos intermediarios que reaccionaban entre sí para formar

moléculas cíclicas como las bases nitrogenadas. Utilizando variantes de este método, tanto Oró como posteriormente otros investigadores lograron sintetizar otras bases púricas, entre ellas la guanina. En cuanto a las bases pirimidínicas del DNA y el RNA (timina, citosina y uracilo), su síntesis abiótica se logró a partir de otros compuestos, como el cianoacetileno. Las pirimidinas también se pueden obtener por hidrólisis de algunos de los polímeros que forma el HCN, un proceso en el que el primer derivado producido casualmente se llamaba (desde años antes del nacimiento de Oró) *ácido orótico*.

Gracias a los descubrimientos de Oró se produjo una aproximación entre dos campos que habían permanecido distanciados desde su origen casi simultáneo, en 1953: la química prebiótica y la biología molecular de los ácidos nucleicos. Así, el genetista norteamericano Hermann J. Muller combinó los avances en síntesis de bases nitrogenadas con su fascinación por la estructura en doble hélice del DNA para replantear, en 1961, un escenario ya propuesto por él en 1926, conocido como el de los *genes primordiales*: el primer biopolímero formado en la sopa prebiótica fue una cadena de DNA. Dentro de su modelo, el material genético («al que es lícito llamar material vivo», como publicaría en 1966) pudo haber realizado por sí solo las funciones requeridas inicialmente para el establecimiento de la vida: autocatálisis (replicación), mutabilidad (sustrato para la evolución) y heterocatálisis (metabolismo).

Una hipótesis tan reduccionista fue rápidamente contestada por otra igualmente parcial, esta vez encabezada por Oparin y varios científicos partidarios de las proteínas como primeros biopolímeros. Para el padre del modelo de los coacervados era más lógico plantear un escenario de *enzimas tempranas*, que posteriormente habría dado lugar a los ácidos nucleicos. En el enrarecido ambiente político de la Guerra Fría, la controversia entre los partidarios del DNA (casi todos norteamericanos) y de las proteínas (fundamentalmente soviéticos) se convirtió en algo más que un debate científico o incluso filosófico, como ha analizado en profundidad Antonio Lazcano en varias de sus publicaciones. Aunque hoy nos parezca curioso, una discusión tan estrictamente académica como el tipo de polímeros biológicos que surgieron en primer lugar se había convertido en motivo de tensión adicional entre dos grupos de individuos pertenecientes a una de las especies herederas de aquella sopa primitiva. Con ello, desde esa época la disciplina del origen de la vida quedó lastrada por las controversias entre los partidarios del DNA (o, más tarde, del RNA) y con ello de la *replicación primordial*, frente a los científicos favorables a las proteínas y el *metabolismo temprano*. Afortunadamente, durante la última década estos planteamientos tan limitados y poco realistas están siendo superados, como se comentará al hablar sobre la combinación entre compartimento, metabolismo y replicación.

Meteoritos, cometas y panspermia

Volviendo a la década de 1960, mientras DNA y proteínas seguían enfrentados en su particular *guerra fría*, estaba llegando a nuestro planeta una roca que resultaría fundamental para la investigación sobre el origen de la vida. El 28 de septiembre de 1969 cayó cerca de Murchison, en Victoria, Australia, un meteorito perteneciente a la familia de las *condritas carbonáceas*. Las condritas son meteoritos rocosos (no metálicos, y por tanto pobres en hierro y níquel) que proceden de asteroides relativamente pequeños, en los cuales no se han producido procesos de diferenciación química, es decir, de fusión, mezcla y recristalización de sus componentes. Tal diferenciación sí tuvo lugar, por el contrario, en los asteroides mayores y en los cuerpos planetarios como la Tierra, de forma que en ellos se borró la memoria química sobre sus orígenes. Sin embargo, la composición de las condritas nos informa sobre las características químicas de la nube molecular que originó el Sistema Solar hace unos 4.600 Ma. Su nombre se debe a que contienen *cóndrulos*, formaciones esferoidales vítreas, de tamaño submilimétrico, compuestas mayoritariamente por silicatos de distintos tipos. Las condritas suponen más del 85 % del total de los meteoritos que caen a la Tierra, pero dentro de ellas sólo el 5 % (en torno a 100 recuperadas a lo largo de la historia) son condritas carbonáceas, caracterizadas por ser los meteoritos más porosos y menos densos, y por poseer una notable proporción de materia orgánica (que puede llegar hasta un 4 % de su masa total) así como de minerales alterados por el agua. Cuando un meteorito llega a la Tierra, la entrada en nuestra atmósfera (y, en menor medida, el posterior impacto contra el suelo o la superficie del agua) lo someten a grandes temperaturas y presiones, que literalmente *queman* el exterior de la roca como la

corteza de un bizcocho que se nos hubiera olvidado sacar del horno. Pero, en el caso de las condritas carbonáceas, los materiales que las forman conducen muy mal el calor, por lo que menos de un milímetro por debajo de esa capa exterior demasiado *tostada* (gráficamente denominada *corteza de fusión*) el interior queda muy poco alterado y su análisis nos informa fielmente sobre la composición química que tenía el asteroide del que provienen.

Cuando se analizó en detalle la composición del meteorito Murchison (del que se recuperó aproximadamente 100 kilogramos de roca) se descubrió que su materia orgánica contenía, además de una matriz insoluble formada por hidrocarburos aromáticos (es decir, moléculas compuestas por carbono e hidrógeno que poseen uno o más grupos cíclicos con 6 átomos de carbono), otros hidrocarburos y una variada colección de moléculas. Entre ellas se detectaron diversos ácidos orgánicos, formaldehído y otros aldehídos, alcoholes, cetonas y urea. Adicionalmente, en ésta y otras condritas carbonáceas (entre ellas los meteoritos de Orgueil, Allende o Murray), Oró, Sandra Pizzarello y otros investigadores han caracterizado cerca de 100 aminoácidos y di-aminoácidos distintos.

Un dato destacable es que parte de los aminoácidos y otras biomoléculas presentes en el meteorito Murchison coincidían con los sintetizados por Miller. Esto daba validez adicional a los resultados de los experimentos con descargas eléctricas y además planteaba una cuestión interesante: teniendo en cuenta que las leyes de la física y la química son universales, algunas de las etapas de la evolución química que lleva de la materia inanimada a la viva pudieron (y pueden) producirse en distintos entornos del Universo en los que las condiciones hayan sido propicias. Entre dichos lugares se encuentran otros planetas o satélites del Sistema Solar, y también el cinturón de asteroides, del que proviene la mayor parte de los meteoritos que llegan a la Tierra.

Además, esos entornos incluyen los puntos de partida de otros *mensajeros del espacio* que impactaron masivamente contra nuestro planeta en las mismas épocas que los meteoritos: los *cometas*. Tales cuerpos celestes son incluso más primitivos que los meteoritos, y provienen principalmente del Cinturón de Kuiper (más allá de la órbita de Neptuno), o de la Nube de Oort (en los confines del Sistema Solar), aunque algunos también llegan desde el cinturón de asteroides. Los núcleos de los cometas, básicamente *bolas de hielo sucio*, son mucho más frágiles que los meteoritos y tienen menos densidad que el agua. Se han realizado numerosas observaciones remotas de sus envolturas gaseosas o *comas*, y algún análisis *in situ*, como el actualmente en curso sobre el primer núcleo cometario al que se ha llegado, el denominado 67P/Churyumov-Gerasimenko (gracias a la misión Rosetta y a su módulo Philae de la Agencia Espacial Europea). Con ello se ha determinado que, en conjunto, los cometas están compuestos por hielo de agua (y, en menor medida, de CO₂), silicatos, Fe, Mg, Na, NH₃, CO, HCN, SO₂, H₂S, así como otras moléculas y radicales inorgánicos. Además, aunque con un repertorio mucho menor que en las condritas carbonáceas, contienen varios compuestos orgánicos sencillos formados por efecto de la radiación solar sobre el hielo, entre ellas metano y otros hidrocarburos, metanol, formaldehído y ácido fórmico.

A comienzos de la década de 1960, Oró ya había destacado el papel que los cometas pudieron desempeñar en la formación de biomoléculas en la Tierra primitiva, y años más tarde detectó la presencia de hidrocarburos en algunos meteoritos. Con ello, a partir de esa época comenzó a plantearse de forma científica la implicación de los cuerpos menores del Sistema Solar en el origen de la vida pues podrían haber aportado algunos de los ingredientes necesarios que no se pudieran originar (o no en suficiente cantidad) en nuestro planeta. Por ejemplo, entre los aminoácidos que constituyen las proteínas, los tres de naturaleza básica (lisina, arginina e histidina) no se obtienen en los experimentos de síntesis prebiótica, pero los dos primeros (más adelante hablaremos sobre la histidina) sí se han encontrado en condritas carbonáceas: entonces, ¿se produjeron en la Tierra mediante un mecanismo aún desconocido, o son ingredientes exógenos caídos sobre la sopa primitiva?

Con tales fundamentos se desarrolló la hipótesis conocida como *panspermia molecular*, según la cual en el hielo de los núcleos cometarios, en el interior de los meteoritos o en los granos de polvo interplanetario5 pudo llegar gran parte del agua que formó los océanos primitivos, y además un buen número de moléculas orgánicas imprescindibles para el origen de los seres vivos. Merece la

pena aportar un dato cuantitativo que nos da idea del papel que pudieron desempeñar las moléculas llegadas desde el espacio. En 1992, Carl Sagan y Christopher F. Chyba calcularon que, durante el bombardeo masivo tardío al que fue sometido nuestro planeta, la cantidad de materia orgánica que llegó a la Tierra fue de entre 10¹⁶ y 10¹⁸ kilogramos (es decir, entre 10 y 1.000 billones de toneladas), un dato que cobra sentido si lo comparamos con la cantidad de materia orgánica estimada en la biosfera actual: 6 x 10¹⁴ kilogramos.

Por su parte, otros científicos han dado un paso más allá al plantear una hipótesis de panspermia según la cual no sólo biomoléculas sino seres vivos viables se habrían originado fuera de nuestro planeta, llegando hasta aquí tras un largo viaje a bordo de núcleos de cometas o de meteoritos (estos últimos, provenientes del cinturón de asteroides, o despedidos desde otros planetas como Marte tras un gran impacto sobre ellos). El origen de estas ideas es muy antiguo, pues ya en el siglo V a.C. Anaxágoras, fascinado por el fenómeno vital y por la visión de las noches estrelladas, había sugerido que las *semillas* o *infinitesimales* de la vida se podían formar en todos los lugares del Cosmos donde las condiciones fueran favorables. Inspirándose en él, en 1865 el biólogo Hermann Richter propuso, evidentemente sin pruebas que lo apoyaran, que los microorganismos (para los que acuñó el imaginativo nombre de *cosmozoarios*) estaban presentes en todo el Universo y podían haber sido *inoculados* en nuestro planeta.

Siguiendo esa corriente, en 1908 el químico Svante A. Arrhenius (quien, gracias a su ciencia más ortodoxa, había recibido el premio Nobel de Química cinco años antes) dio un paso más al plantear que la vida se había originado en el espacio exterior y los organismos vivos microscópicos o *esporas* habían sido transportados gracias a la acción de la presión de la radiación estelar. Seis décadas después, los astrónomos Fred Hoyle y Chandra Wickramasinghe, de los que se ha hablado en la primera sección de este libro, también sostuvieron tal hipótesis, apoyándose en datos como la detección de microorganismos viables en capas altas de la atmósfera terrestre, incluso a 41 km de altitud. No obstante, por el momento la comunidad científica ve mucho menos probable un origen extraterrestre de esas bacterias, que habrían sido transportadas hasta la estratosfera por cometas, que la opción alternativa: su punto de partida estaría en la superficie terrestre y habrían llegado allí gracias a la constante circulación atmosférica. También en la década de 1960 se propuso una variante aún más imaginativa, conocida como *panspermia dirigida*, según la cual la vida en nuestro planeta se desarrolló a partir de microorganismos muy resistentes que, formados en algún lugar del Universo, habrían sido deliberadamente *sembrados* en la Tierra por seres inteligentes de otro planeta. Entre los partidarios de tal posibilidad estaban de nuevo algunos investigadores de mucho prestigio, en este caso Francis H. C. Crick y Leslie Orgel, a quienes en otros puntos de este libro destacamos por aportaciones que sí están basadas en evidencias científicas.

Aminoácidos *zurdos* y nucleótidos *diestros*

Una cuestión relevante (aunque quizá algo más técnica) para la evolución prebiótica es cómo se seleccionó la *quiralidad* de los aminoácidos y nucleótidos. El concepto de quiralidad hace referencia a la orientación interna de algunas moléculas que pueden existir en dos formas, equivalentes a nuestras manos izquierda y derecha: cada una corresponde a la imagen de la otra reflejada en un espejo (es decir, tienen simetría especular), y ambas no son superponibles. Pues bien, por algún motivo aún no suficientemente comprendido, la química asociada con la vida ha escogido de forma exclusiva uno de los dos *enantiómeros*⁶ de los principales monómeros: las proteínas sólo contienen L-aminoácidos (a los que podríamos considerar equivalentes a la mano izquierda o *zurdos*) y los ácidos nucleicos están constituidos por nucleótidos *diestros*, formados por D-azúcares. La reactividad química en disolución del enantiómero L o D de un mismo compuesto es indistinguible, pero se ha demostrado que la síntesis artificial de proteínas o ácidos nucleicos utilizando mezclas de enantiómeros L y D origina estructuras no funcionales. Lo más curioso es que las reacciones de química prebiótica parten de moléculas orgánicas sencillas que no son quirales y que, si al reaccionar producen moléculas quirales, lo hacen de forma que tales productos contienen *mezclas racémicas*, es decir, con cantidades iguales de cada uno de los enantiómeros. Además, cuando una molécula quiral aparece en un meteorito, su análisis demuestra que generalmente se encuentra formando una mezcla racémica. No obstante, existen interesantes excepciones a este hecho, como los excesos enantioméricos detectados en algunos de los aminoácidos presentes en dos condritas

carbonáceas tan relevantes como el meteorito de Murchison o el de Murray. Todo ello nos plantea al menos dos preguntas: ¿en qué etapa del camino hacia la vida se seleccionó la quiralidad?, y ¿cuál fue el mecanismo que favoreció la acumulación de un enantiómero respecto del otro (lo que también se conoce como *rotura de simetría*) a partir de una mezcla racémica?

Las principales teorías que se han desarrollado para intentar explicar este hecho se dividen en dos grandes familias: bióticas y abióticas. Las primeras asumen que la elección de la quiralidad se realizó una vez que la vida se había formado, lo que es inconsistente con el hecho de que para ello se habrían requerido biopolímeros funcionales y, por lo tanto, homoquirales (es decir, formados por monómeros con una misma quiralidad). Centrándonos en la segunda opción, el reto es plantear qué procesos fisicoquímicos pudieron llevar a la rotura de simetría inicial en las moléculas quirales, tanto si esto se produjo a nivel de los monómeros como si ocurrió a medida que se iban integrando en los polímeros. En ambos casos, la elección de uno u otro enantiómero antes de la aparición de los sistemas vivos pudo deberse a una causa determinista o estocástica: la necesidad o el azar.

Entre los procesos abióticos deterministas se ha barajado la opción de que, como consecuencia de interacciones nucleares débiles dentro de sus átomos, los L-aminoácidos y D-azúcares fueran ya desde su origen ligeramente más estables que los enantiómeros opuestos. Otra opción determinista, apoyada por más científicos, es que fuera *el ambiente* en el que estaban las mezclas inicialmente racémicas el que seleccionó una de las dos formas. Para ello se ha invocado al efecto de la rotación de la Tierra, la acción de vórtices, la interacción de las mezclas con luz polarizada (por ejemplo, procedente de supernovas), o la absorción diferencial de cada enantiómero de una biomolécula sobre superficies quirales de ciertos minerales. En este último caso, como agentes prebióticos que pudieron seleccionar los biomonómeros L o D se ha estudiado el cuarzo (popular ya desde la época del cristalógrafo John D. Bernal y otros pioneros del segundo tercio del siglo xx), ciertas arcillas y, más recientemente, la calcita (sistema en el que destaca el trabajo experimental desarrollado por Robert Hazen).

Las opciones estocásticas para la elección de la quiralidad se basan en que, por casualidad, existieran en algún entorno mínimas diferencias entre un y otro enantiómero, que serían posteriormente amplificadas a través de fenómenos (éstos ya deterministas) de auto-organización molecular, cristalización, o bien polimerización en péptidos o ácidos nucleicos. Así, por ejemplo, los procesos asociados al crecimiento cristalino se han propuesto por Cristóbal Viedma, David Hochberg y otros autores como un mecanismo plausible para la amplificación quiral, e incluso para la formación de cristales quirales a partir de moléculas aquirales. Por su parte, Reza Ghadiri ha demostrado que en péptidos cortos se puede amplificar su carácter homoquiral mediante ciclos autocatalíticos en presencia de un molde también homoquiral.

A falta de respuestas concluyentes para los interrogantes asociados con la quiralidad de la vida, podemos reflexionar sobre lo siguiente: si en algún otro lugar del Cosmos detectásemos un exceso claro en uno de los enantiómeros de una molécula quiral, ¿sería lógico asumir que existe un mecanismo biológico que lo ha originado o amplificado? Y también nos planteamos algo aún más intrigante: ¿sería posible encontrar vida extraterrestre que contuviera biopolímeros similares a los nuestras proteínas, RNA o DNA... pero formados por monómeros con quiralidad opuesta? Si esto ocurriera, el análisis de tales seres vivos a nivel molecular equivaldría, literalmente, a mirarnos en un espejo.

Los avances de la química prebiótica

Desde mediados de la década de 1960, numerosos científicos fueron ampliando las líneas de trabajo iniciadas por Miller y Oró, con experimentos enfocados a la síntesis de monómeros (de proteínas, ácidos nucleicos, polisacáridos o lípidos complejos) a partir de reacciones químicas relativamente sencillas, así como a sus polimerizaciones facilitadas por catalizadores inorgánicos. Así se generalizó la investigación experimental en química prebiótica, entendida como los procesos de síntesis orgánica de componentes de los seres vivos en condiciones geofísicas y geoquímicas compatibles con las que se suponen para la Tierra primitiva. Este último punto es el que habitualmente resulta más controvertido, puesto que no conocemos realmente cuáles eran las

características fisicoquímicas de nuestro planeta cuando comenzó la vida, ni las concentraciones existentes de los reactivos necesarios.

El punto de partida general en este campo han sido diferentes mezclas de gases que podrían estar presentes en unos u otros modelos de atmósfera primitiva, terrestre o extraterrestre: H_2O , H_2 , NH_3 , N_2 , CH_4 , CO , CO_2 y H_2S , principalmente. Estos gases pueden reaccionar entre sí gracias a la energía aportada por descargas eléctricas, radiación ultravioleta, ondas de choque o el calentamiento de la mezcla. Como resultado, en diferentes experimentos se ha demostrado la producción de un repertorio limitado de moléculas de 1 a 3 átomos de carbono, entre ellas los aniones cianuro (CN^-) y cianato (OCN^-), formaldehído ($\text{H}-\text{CHO}$), ácido fórmico ($\text{H}-\text{COOH}$), anión formiato ($\text{H}-\text{COO}^-$), formamida ($\text{H}-\text{CO}-\text{NH}_2$), cianamida ($\text{NC}-\text{NH}_2$), urea ($\text{H}_2\text{N}-\text{CO}-\text{NH}_2$), cianógeno ($\text{NC}-\text{CN}$), acetaldehído (CH_3-CHO), glicolaldehído (HOCH_2-CHO), gliceraldehído ($\text{HOCH}_2-\text{CHOH}-\text{CHO}$), cianoacetileno ($\text{H}-\text{C}\equiv\text{C}-\text{CN}$) y cianoacetaldehído ($\text{NC}-\text{CH}_2-\text{CHO}$). Merece la pena detenerse en el listado, ya que este puñado de moléculas es básicamente *lo que éramos* todos los seres vivos hace unos 3.900 Ma. En estos compuestos se había convertido el polvo de estrellas del que provenimos, ahí estaban casi todos los átomos de nuestra materia orgánica.

Numerosos experimentos han demostrado que estas moléculas pueden reaccionar entre sí de diferentes formas para originar prácticamente todos los bio-monómeros, actuando en ocasiones como catalizadores algunas moléculas orgánicas o bien compuestos órgano-metálicos que contienen cationes de metales como hierro (Fe), cobre (Cu), cobalto (Co) o manganeso (Mn). Además, en el ámbito de la química prebiótica ha sido cada vez más frecuente el uso de catalizadores inorgánicos de distinto tipo, tal vez presentes en diferentes escenarios de la Tierra primitiva: superficies de óxidos metálicos, minerales o rocas, interfases agua-hielo resultantes de ciclos de congelación-fusión, aerosoles que proporcionan zonas de contacto agua-gas, o diferentes tipos de interfases en medio líquido como las que se establecen entre lípidos y soluciones acuosas.

Entre los distintos monómeros producidos mediante síntesis prebiótica, un buen número de aminoácidos son probablemente los más sencillos de generar, como demostraban los resultados de Miller y la abundancia de estas biomoléculas en las condritas carbonáceas analizadas. Además de en las variantes mencionadas del experimento de Miller, diferentes aminoácidos han sido sintetizados en disolución mediante la *reacción de Strecker* (así llamada por su descubridor, al que nos hemos referido anteriormente) a partir de moléculas orgánicas con grupos carbonilo ($\text{C}=\text{O}$), por ejemplo aldehídos, en presencia de ácido cianhídrico y amoníaco. Los aldehídos y el HCN se producen en experimentos tipo Miller y además, como hemos indicado, estas moléculas son también precursoras en la síntesis de azúcares (mediante la *reacción de formosa*) y de bases nitrogenadas, respectivamente.

En cuanto a la formación de los nucleótidos, numerosos experimentos han perseguido la síntesis de cada uno de sus tres componentes (la base nitrogenada, la ribosa y los grupos fosfato) por separado y su posterior combinación entre sí. Las purinas y pirimidinas han sido sintetizadas utilizando diferentes protocolos experimentales más o menos relacionados con los puestos a punto por Oró, algunos de los cuales incluyen los catalizadores inorgánicos mencionados anteriormente. Por ejemplo, el grupo de Ernesto di Mauro ha demostrado que varias superficies minerales y óxidos metálicos (incluyendo arcillas como la montmorillonita, de la que hablaremos con mayor detalle en el capítulo siguiente) pueden catalizar la formación de diferentes bases nitrogenadas a partir de formamida, en distintas condiciones experimentales. El hecho de que en experimentos como éstos se origine un repertorio de purinas y pirimidinas mucho mayor que las cinco presentes en el RNA y el DNA ha permitido reflexionar sobre los sistemas informativos alternativos que pudieron estar presentes en el mundo prebiótico: quizá el primer alfabeto de la vida contenía muchas más *letras*, y las seleccionadas lo fueron por su estabilidad química o resistencia a la degradación.

Con respecto a la ribosa, el azúcar que constituye los ribonucleótidos del RNA, la ya mencionada *reacción de formosa* se ha probado en diferentes condiciones experimentales, entre ellas utilizando catalizadores minerales. Como resultado se obtienen mezclas de azúcares con 4, 5 y 6 carbonos, pero la ribosa es siempre un producto claramente minoritario e inestable de dicha reacción. Así, éste ha sido un punto débil de la química prebiótica tradicional para la síntesis de ribosa y, por extensión, del RNA. Una de las posibles vías de solución fue propuesta por el grupo de Steven A. Benner, al demostrar que la presencia de minerales con borato (BO_3^{3-}) estabiliza la ribosa y permitiría acumularla sobre su superficie. No obstante, resulta muy cuestionable la abundancia de boratos en la Tierra primitiva, por lo que se han propuesto otros sistemas

estabilizadores alternativos, implicando por ejemplo a ciertos silicatos.

Otro tema sin resolver es la disponibilidad del tercer componente de los nucleótidos, el grupo fosfato, en la Tierra primitiva. Excepto en las chimeneas volcánicas resulta difícil proponer entornos alternativos ricos en fosfato. Además, el apatito (mineral que constituye la principal fuente de fosfato cristalizado) es muy poco soluble y presenta baja reactividad frente a moléculas orgánicas. En cualquier caso, el principal problema para la síntesis de nucleótidos no ha estado en la ribosa ni en el fosfato, sino en un punto que ha resultado desalentador para generaciones de científicos: lograr el enlace entre la ribosa y las bases nitrogenadas en la posición y con la geometría correcta. A pesar de las variantes ensayadas y de algunos éxitos conseguidos (por ejemplo, Cyril Ponnamperna, Carl Sagan y Ruth Mariner lograron sintetizar ATP en 1963), esta reacción es muy poco efectiva para la unión ribosa-purinas, y no se produce en absoluto en el caso de ribosa-pirimidinas. Por tanto, la pregunta clave en este campo ha sido durante varias décadas la siguiente: ¿cómo pudieron formarse eficientemente los monómeros de los ácidos nucleicos en ausencia de catalizadores biológicos?

Afortunadamente, en 2009 el grupo de John D. Sutherland propuso una nueva ruta biosintética de ribonucleótidos que es mucho más plausible en condiciones prebióticas, puesto que parte de precursores simples y potencialmente abundantes en la Tierra primitiva. En su sistema experimental, cuatro moléculas orgánicas (cianamida, cianoacetileno, glicolaldehído y gliceraldehído) reaccionan secuencialmente en presencia de fosfato para originar el nucleótido de forma conjunta, sin requerir etapas intermedias de síntesis de la ribosa ni la base nitrogenada por separado. Este planteamiento tan novedoso ha mostrado que merece la pena tener una visión más amplia y *sistémica* sobre las posibles vías sintéticas de las moléculas biológicas. En efecto, aunque en las rutas metabólicas de los seres vivos actuales las enzimas ensamblan una molécula monomérica compleja de tipo XYZ (en el caso de un ribonucleótido, X sería la base nitrogenada, Y la ribosa, y Z el fosfato) uniendo secuencialmente las partes previamente formadas X, Y y Z, debemos asumir que en el mundo prebiótico podría ser más eficiente una síntesis en la que moléculas muy sencillas de tipo A, B, C y D reaccionaran aportando sus átomos simultáneamente a la formación de una molécula tipo XY, actuando Z como un modulador del proceso que queda finalmente unido en el monómero XYZ.

Este ejemplo pone de manifiesto que al investigar en el contexto prebiótico hemos de ser muy creativos y asumir que las reacciones químicas más eficientes en la Tierra primitiva podrían operar mediante mecanismos radicalmente diferentes a los que comenzaron a imponerse cuando los biocatalizadores (ribozimas y posteriormente enzimas proteicas) tomaron el control de los procesos biosintéticos. Continuando con esta línea, en 2015 el grupo de Sutherland ha demostrado experimentalmente la viabilidad de un escenario asociado a impactos meteoríticos en el que podrían sintetizarse simultáneamente distintos monómeros, como comentaremos en el capítulo VI.

En cuanto a las moléculas capaces de formar membranas, distintas evidencias muestran que en la Tierra primitiva podía existir un amplio repertorio de compuestos anfifílicos, entre ellos ácidos grasos sencillos y alcoholes. Los primeros son moléculas formadas por un grupo carboxilo (con fórmula química $-\text{COOH}$ y naturaleza polar), unido a una cadena lineal hidrocarbonada relativamente larga (formada por unidades de tipo $-\text{CH}_2-$ repetidas entre 10 y 18 veces, de carácter apolar). Los llamados alcoholes grasos son moléculas similares, pero en lugar de un grupo carboxilo poseen un grupo alcohol ($-\text{CH}_2\text{OH}$), también polar. Además, podían existir moléculas relacionadas con los ácidos grasos pero algo más complejas, en las que su *cabeza polar* estaría unida a un grupo glicerol ($\text{CH}_2\text{OH}-\text{CHOH}-\text{CH}_2\text{OH}$), y también alcoholes grasos con un grupo fosfato o sulfato en su cabeza. En todas estas moléculas existen casos en que su *cola apolar* presenta una o más *insaturaciones*, es decir, puntos en los que en lugar de un enlace sencillo entre átomos de carbono ($-\text{CH}_2-\text{CH}_2-$) aparece un doble enlace ($-\text{CH}=\text{CH}-$), lo que induce un cierto ángulo en la cadena y modifica las propiedades de la membrana de la que forme parte. Dentro del rango de longitudes de ácidos y alcoholes grasos, los de 16-18 átomos de carbono formarían membranas más estables, aunque los de longitud 10-14 resultan óptimos porque originarían bicapas más delgadas y permeables.

Estas moléculas anfifílicas podrían haber sido sintetizadas en reacciones prebióticas, entre las cuales la más estudiada es la que se produce a partir de CO y H_2 en presencia de un catalizador metálico y a alta temperatura (150-300 °C), en un proceso de tipo *Fischer-Tropsch* (llamado así en honor a sus descubridores), que genera hidrocarburos y metano. Como ha sido demostrado

experimentalmente por Bernd R.T. Simoneit y otros científicos, tales reacciones se pueden producir en sistemas hidrotermales submarinos o en géiseres. Por tanto, los constituyentes de las primeras membranas podrían haberse formado en escenarios muy plausibles en la Tierra primitiva. Por otra parte, sabemos que las condritas carbonáceas contienen entre sus compuestos orgánicos ácidos grasos de este tipo que, como ha demostrado David W. Deamer, son capaces de formar vesículas espontáneamente al ponerlos en disolución acuosa. Este investigador también ha descrito que ciertos ácidos grasos pueden formar vesículas cuando se encuentran en presencia de partículas de hielo como las que se hallan en las nubes moleculares interestelares, al ser sometidas a radiación ultravioleta. Además, la montmorillonita y otras arcillas pueden catalizar la formación de vesículas a partir de los ácidos grasos. Por tanto, de nuevo tenemos un ingrediente de la sopa prebiótica cuyo origen pudo estar en nuestro planeta, fuera de él, o en una combinación de ambos escenarios gracias a la caída de meteoritos o núcleos de cometas en los lugares adecuados.

Se han descrito también procesos prebióticos que podrían haber producido la condensación de la cabeza polar de estos compuestos anfifílicos con distintas moléculas: grupos fosfato, nucleótidos o algunos de sus constituyentes, aminoácidos o péptidos. Con ello sería posible formar membranas con diferentes permeabilidades, que además podrían facilitar las reacciones entre las moléculas unidas a dichas cabezas polares. De hecho, algunos investigadores han propuesto que la agregación de nucleolípidos (con su cabeza polar unida a un nucleósido, es decir, un nucleótido desprovisto de sus grupos fosfato) podría haber constituido un molde adecuado para la polimerización del RNA en sistemas proto-celulares.

Dando paso a la formación de polímeros en condiciones prebióticas, en este apartado nos centraremos en la síntesis de péptidos por unión de aminoácidos, mientras que los enlaces entre nucleótidos para formar ácidos nucleicos se comentarán en el capítulo siguiente. En primer lugar conviene indicar que la unión entre aminoácidos a través de *enlaces peptídicos* es un proceso costoso desde el punto de vista termodinámico, pues requiere un importante aporte de energía. Además, incluso con energía disponible este enlace es muy lento en disolución: para poder llevarse a cabo en un tiempo compatible con la estabilidad de los aminoácidos se requiere la intervención de un sistema catalizador que lo acelere y proporcione el adecuado entorno *no acuoso* para la reacción. Es curioso comprobar cómo el agua, fundamental para la bioquímica, supone un problema en la formación de algunos de los enlaces químicos imprescindibles para la vida.

En 1961, Oró y sus colaboradores fueron también pioneros en la síntesis prebiótica de polipéptidos, a los que llamaban *proteinoides*, a partir de glicina. Desde entonces se han propuesto diversos escenarios en los que, en ausencia de RNA u otros biopolímeros, podría haberse favorecido la unión entre aminoácidos al facilitarse la eliminación de agua en el entorno local de la reacción. Entre ellos destaca la participación de superficies catalizadoras inorgánicas (por ejemplo piritita o determinadas arcillas, de las que se hablará más adelante, o bien ciertas superficies cristalinas modelo investigadas en sistemas de vacío mediante aproximaciones nanotecnológicas), la presencia de interfases entre disoluciones acuosas y bicapas lipídicas, y la existencia de ciclos de fusión-congelación o de humedecimiento-secado en determinados entornos de la Tierra primitiva. Dentro de este último escenario (considerado plausible en condiciones prebióticas, por ejemplo en zonas costeras intermareales) se ha demostrado que al mojar cíclicamente superficies minerales con soluciones de aminoácidos y NaCl concentrado puede facilitarse la formación de péptidos si el catión cobre (Cu^{2+}) está presente en el medio como catalizador.

En todos los casos, evidentemente, la formación del enlace peptídico necesita una fuente de energía. Ésta podría haber sido térmica, como ocurre en las surgencias hidrotermales submarinas presentes en el modelo del *mundo de hierro y azufre* propuesto por Günter Wächtershäuser, del que se hablará posteriormente. Alternativamente, la energía podría ser aportada por alguna especie molecular disponible en el medio, como apoyan quienes proponen un *origen frío* de la vida. Este tipo de estudios, que fueron iniciados por Orgel y han seguido optimizándose durante las últimas décadas, permiten obtener cadenas cortas de aminoácidos, formadas generalmente por entre 6 y 20 monómeros. Si polimerizaron en la Tierra primitiva, tales péptidos tendrían secuencias más o menos aleatorias y podrían haber desempeñado diferentes funciones, entre ellas actuar como catalizadores de reacciones o formar canales a través de las membranas de las proto-células, como comentaremos en el capítulo 6. No obstante, estos péptidos aleatorios no poseerían ningún tipo de información heredable en su secuencia, por lo que a veces se les denomina *péptidos no instruidos genéticamente* para diferenciarlos de las proteínas que posteriormente resultaron de la traducción del

mensaje genético contenido en el mRNA, como veremos a continuación.

El modelo del Mundo RNA

Los experimentos de química prebiótica han logrado proponer mecanismos (más o menos plausibles en las condiciones supuestas de la Tierra primitiva) para sintetizar abióticamente los principales monómeros de las moléculas biológicas: aminoácidos, purinas y pirimidinas, azúcares, nucleótidos, lípidos y otros. Todas estas moléculas de bajo peso molecular fueron imprescindibles para el origen de la vida, pero desde ellas (las raíces del árbol de la vida) hasta LUCA (el último punto de su tronco común) se produjo un complejo camino que excede los límites de la química prebiótica. A lo largo de él tuvieron que sucederse, superponerse y combinarse numerosos procesos, entre ellos el final de la síntesis de monómeros y la elección de su quiralidad, el origen de las membranas biológicas, el acoplamiento entre compartimento y proto-metabolismo con alguna molécula capaz de auto-replicarse, el establecimiento del código genético y el comienzo de la traducción de proteínas, la construcción de las primeras redes metabólicas y la fijación del flujo de información genética celular en el sentido DNA→RNA→Proteínas.

En este contexto existe una paradoja difícil de resolver, que se da en todas las células actuales y por tanto podemos inferir que ya estaba presente en LUCA: la información genética se almacena en el DNA y las proteínas están codificadas en ese biopolímero, pero la propia replicación del DNA no puede llevarse a cabo sin proteínas con actividad polimerasa. Entonces, si cada uno de estos polímeros es imprescindible para formar el otro, ¿qué surgió antes, el DNA o las proteínas? Estamos ante la paradoja del huevo y la gallina, pero en versión prebiótica. Para intentar resolverla, desde hace cuatro décadas ha cobrado fuerza la idea de que la primera macromolécula biológica no fue ninguna de estas dos, sino la que es intermediaria entre ambas en la expresión del mensaje genético: el RNA.

Los orígenes del modelo

La hipótesis de que el RNA pudo desempeñar un papel fundamental en el origen de la vida fue planteada por primera vez por Alexander Rich en 1962, y entre 1967 y 1968 se publicaron tres aproximaciones fundamentales hacia tal idea por Carl R. Woese, Leslie Orgel y Francis H. C. Crick (este último, uno de los co-descubridores de la estructura en doble hélice del DNA). Sus propuestas se basaban fundamentalmente en que, en todos los organismos actuales, existen pruebas sobre la anterioridad del RNA respecto a las proteínas (la traducción de proteínas en los ribosomas no puede realizarse en ausencia de RNA) y también respecto al DNA (las rutas metabólicas muestran que los monómeros del RNA son precursores en la biosíntesis de los del DNA). Además, varias de las moléculas orgánicas más o menos complejas que resultan imprescindibles para que las enzimas realicen su función catalítica (por lo que se denominan *coenzimas*) y las principales moléculas usadas como *monedas de intercambio de energía* en el metabolismo (como el ATP y el GTP) son ribonucleótidos o derivan de ellos.¹ Por tanto, la biología actual apunta hacia la antigüedad del RNA y de sus componentes: un ejemplo claro de la aproximación *topdown* comentada al comienzo de esta segunda sección del libro.

El siguiente hito en el camino se produjo en 1970, cuando los grupos de Howard M. Temin y David Baltimore descubrieron, de manera independiente, la existencia de una actividad *transcriptasa reversa* en ciertos virus capaces de copiar su genoma de RNA en forma de DNA. Ese DNA viral se integraba en el genoma de su célula diana y podía persistir establemente dentro de él. Debido a que esta familia de virus (en la que se incluiría el virus de la inmunodeficiencia humana, causante del sida, descubierto una década más tarde) tenía una actividad enzimática tan peculiar, se acuñó para ellos el nombre de *retrovirus*. Por tanto, si en la naturaleza se podía realizar la copia RNA→DNA, era necesario reescribir lo que hasta ese momento se había considerado el *dogma central* en el flujo de información genética: en la nueva era de la biología molecular, el esquema completo pasó a ser

DNA $\leftrightarrow$ RNA $\rightarrow$ Proteínas. Es decir, en la biosfera los ácidos nucleicos se pueden inter-convertir entre sí, mientras que la traducción de la información de RNA a proteínas es un proceso irreversible.

En 1982 se apoyó de forma definitiva la posible antigüedad del RNA, gracias al descubrimiento de los RNAs catalíticos: moléculas de RNA capaces de catalizar reacciones bioquímicas al igual que lo hacen las enzimas de naturaleza proteica. Thomas R. Cech demostró que algunos de los intrones presentes en genes del protista ciliado *Tetrahymena thermophila* se auto-procesaban, sin requerir ninguna actividad proteica para escindirse y unir los exones flanqueantes. Por tanto, la capacidad catalítica recaía en el propio intrón.² Dada su similitud con las enzimas proteicas, Cech acuñó el nombre de *ribozimas* para estos intrones auto-catalíticos. Un año después, el grupo de Sidney Altman describió, trabajando con la bacteria *E. coli*, que en la RNasa P es la molécula de RNA la que realiza la función catalítica.³ Es decir, se documentaba el segundo ejemplo de ribozimas en la naturaleza. Como suele ocurrir con los descubrimientos revolucionarios, al principio la comunidad científica más tradicional no asumió de buen grado que el RNA pudiera funcionar como catalizador de reacciones (un papel que parecía reservado a las enzimas proteicas), pero la evidencia se acabó imponiendo poco después.

La capacidad catalítica del RNA se sumaba a su función como archivo de información genética, que resultaba evidente en dos tipos de patógenos sub-celulares de los que hablaremos en el capítulo siguiente: los virus con genoma de RNA y los viroides. Es decir, en cierta medida el RNA es capaz de funcionar como las proteínas y como el DNA. Tal dualidad se debe a que, como vimos en el primer capítulo de esta sección del libro, las características químicas de los ribonucleótidos otorgan al RNA la capacidad para plegarse sobre sí mismo, originando estructuras tridimensionales con actividades bioquímicas. Por su parte, los desoxirribonucleótidos del DNA favorecen su estructura en doble hélice, más estable como archivo de información genética pero mucho menos versátil funcionalmente. Los científicos que trabajaban en el ámbito del origen de la vida reaccionaron con gran entusiasmo a estos descubrimientos, ya que permitían hipotetizar que en un principio pudo existir algún tipo de proto-metabolismo protagonizado exclusivamente por ribozimas.

Agrupando los datos acumulados durante las dos décadas anteriores, en 1986 Walter Gilbert publicó un breve artículo titulado *The RNA world*, en el que sentaba las bases del modelo del Mundo RNA. En un punto de ese artículo afirmaba textualmente: «[...] no son necesarias las enzimas proteicas en el inicio de la evolución. Uno puede imaginar un Mundo RNA que contuviera únicamente moléculas de RNA capaces de catalizar su propia síntesis». Con ello se estaba dando un gran paso para postular qué pudo ocurrir entre la etapa de la química prebiótica y la aparición de las primeras células: quizá esa época estuvo protagonizada por el RNA, funcionando a la vez como genotipo y como fenotipo, las dos caras de la moneda de la vida. Ésta era (y sigue siendo) sólo una hipótesis, pero está fuertemente apoyada por la evidencia experimental. De hecho, el descubrimiento posterior de más tipos de ribozimas naturales refuerza esa idea de un posible papel fundamental para el RNA durante la evolución precelular. Tal Mundo RNA podríamos entenderlo como una civilización antigua y fascinante, que fue sepultada por las capas posteriores de una biología que seguía optimizándose. De aquel remoto imperio, la arqueología bioquímica sólo nos permite reconocer algunos vestigios que han llegado a nuestro mundo actual.

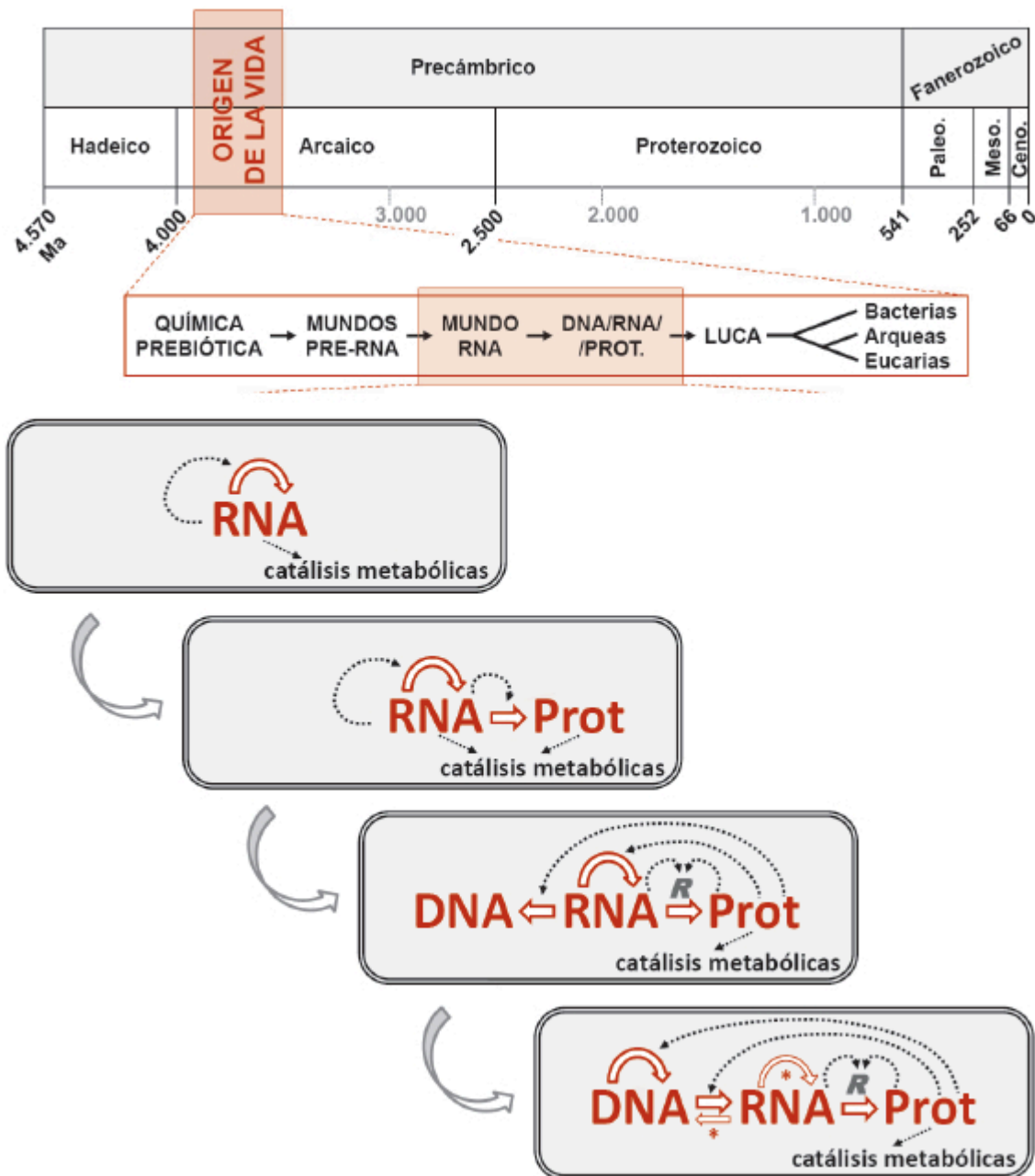


FIGURA 2.4. Representación esquemática de la historia de la Tierra desde su formación hace 4.570 millones de años hasta la actualidad, dividida en los correspondientes eones y eras (más detalles en la Figura 2.13). Se indica el período en el que se produjo el origen u orígenes de la vida, y las principales fases que se sucedieron dentro de él, según la hipótesis del Mundo RNA. En la parte inferior se muestra cómo pudo producirse la transición entre los Mundos RNA, RNA/Proteínas y DNA/RNA/ Proteínas en sistemas proto-celulares (ver detalles en el texto y en la Figura 2.10). Los procesos implicados en el flujo de información genética se muestran con flechas rojas, y las marcadas con un asterisco en el esquema final corresponden a dos procesos (RNA→RNA y RNA→DNA) llevados a cabo por enzimas que actualmente sólo están presentes en virus. La traducción del mensaje genético (RNA→Proteínas), estaría catalizada inicialmente por una ribozima con actividad peptidil-transferasa y posteriormente por ribosomas (R). Figura elaborada por el autor.

Ribozimas y ribosomas

Hasta el momento se han caracterizado un total de ocho tipos de ribozimas en la naturaleza, siete de las cuales son moléculas de RNA que realizan reacciones de corte y unión de otras moléculas de RNA, o bien de la propia molécula en la que se encuentran. Las tres primeras ribozimas son los *intrones autocatalíticos del grupo I* (los descubiertos por Cech), los del *grupo II* (moléculas más largas y complejas, pero funcionalmente análogas a las del grupo I) y la *RNasa P* (descubierta por Altman). Las otras cuatro son moléculas de tamaño más pequeño y están contenidas en viroides o en RNAs satélites (moléculas que habitualmente coinfectan con virus sus células diana): la *ribozima hammerhead* (o *en cabeza de martillo*), la *ribozima hairpin* (o *en horquilla*), la *ribozima del virus*

defectivo de la hepatitis delta y la ribozima VS. Mencionaremos algunas de estas ribozimas pequeñas al tratar sobre el posible origen de los virus y los viroides.

El octavo tipo de ribozima natural requiere una explicación más detallada, porque no cataliza reacciones de corte o ligación de moléculas de RNA sino la unión de dos aminoácidos mediante un enlace peptídico durante la traducción del mensaje genético del mRNA a proteínas. En el capítulo anterior se mostró qué sistemas inorgánicos pudieron facilitar la formación de enlaces peptídicos, un proceso que requiere energía y entornos hidrofóbicos. En los seres vivos, la unión entre aminoácidos está dirigida por la secuencia del mRNA y se realiza en los ribosomas, que son los agregados moleculares más importantes y abundantes de la célula. Cada ribosoma está dividido en dos subunidades, formadas por rRNA y proteínas. En total, los ribosomas de bacterias y arqueas contienen tres moléculas de rRNA y 52 proteínas, mientras que los de eucariotas son más grandes e incluyen 4 moléculas de rRNA y 82 proteínas. Los aminoácidos llegan a esta compleja estructura unidos a moléculas de tRNA que poseen un triplete de ribonucleótidos en una zona denominada *lazo anticodón*, capaz de interaccionar por complementariedad de bases nitrogenadas con otra secuencia de tres nucleótidos (denominada *codón*) del mRNA. La relación entre la secuencia de cada codón del mRNA y el aminoácido unido al tRNA correspondiente se denomina *código genético*: ésa es la auténtica Piedra Rosetta que permite al ribosoma *traducir* una información escrita en el idioma de los ácidos nucleicos (por ejemplo, los tripletes «AUG» o «UGC») a otro que entienden las proteínas (en este ejemplo, los aminoácidos metionina o cisteína, respectivamente).

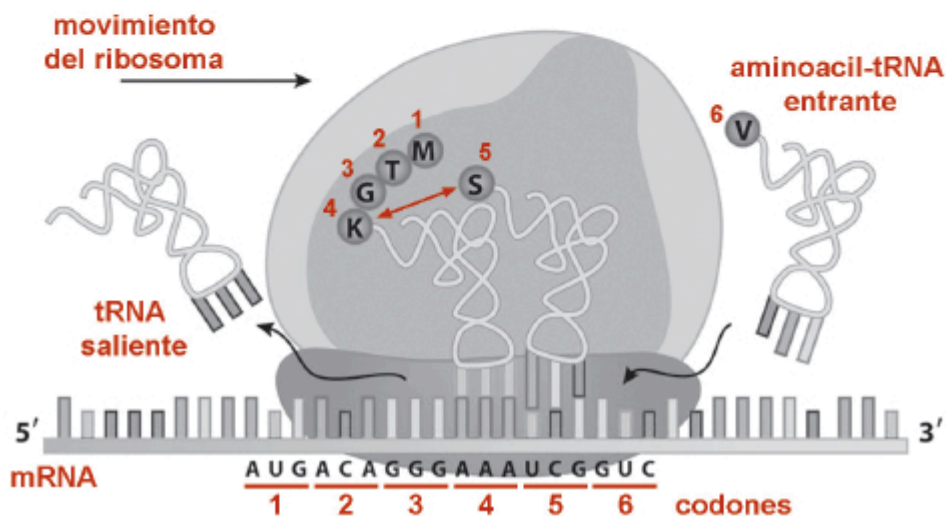
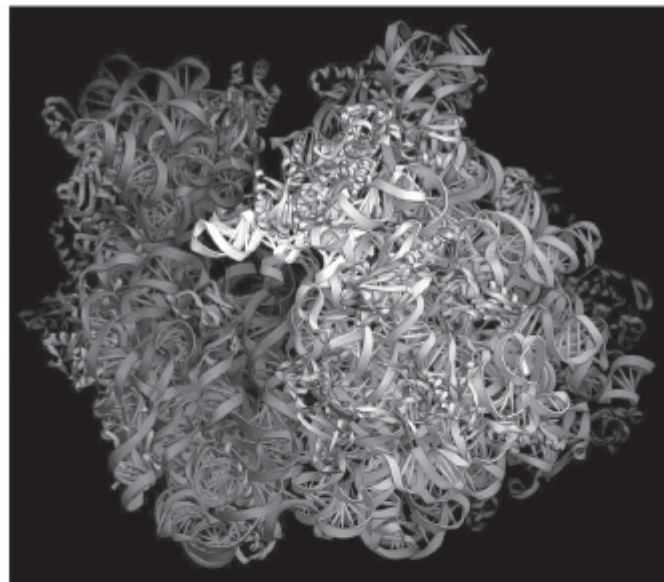


FIGURA 2.5. Los ribosomas y la traducción del mensaje genético. Estructura de alta resolución del ribosoma procariótico, obtenida por difracción de rayos X a partir de ribosomas cristalizados. Se muestran las subunidades ribosomales menor (izquierda, gris oscuro) y mayor (derecha, gris claro) de este agregado molecular tan complejo, y una molécula de tRNA (blanco) en la interfase entre ambas. En cada subunidad, las cintas anchas que se pliegan sobre sí mismas corresponden a moléculas de rRNA, y las hélices estrechas son proteínas ribosomales. Imagen generada en el laboratorio de Harry F. Noller (Universidad de California en Santa Cruz, Estados Unidos) y

disponible en su página web. El esquema inferior representa el proceso de traducción. Los tRNAs unidos a sus aminoácidos específicos en función de las reglas del código genético (formando complejos llamados aminoacil-tRNAs) llegan al ribosoma e interaccionan con los codones complementarios del mRNA. La actividad peptidil-transferasa del rRNA va uniendo consecutivamente los aminoácidos (flecha roja) y sintetizando la proteína (que en este esquema comenzaría con la secuencia metionina-treonina-glicina-lisina-serina-valina). Figura tomada de *Wikimedia Commons* y modificada por el autor.

En este punto surge una de las preguntas que los científicos aún no han logrado responder: ¿cómo se originó el código genético que compartimos todos los seres vivos? Desde las primeras reflexiones de Crick y Woese al respecto, existen numerosas teorías basadas en experimentos de laboratorio y modelización teórica que buscan explicar de qué forma se pudo empezar a traducir un mensaje escrito con 4 letras en los ácidos nucleicos al idioma de 20 letras en el que nos hablan las proteínas. En primer lugar hemos de reconocer que no sabemos por qué las proteínas están formadas por combinaciones de 20 aminoácidos diferentes, y no por un número mayor o menor. Tampoco es seguro que los ácidos nucleicos que comenzaron a traducirse contuvieran 4 nucleótidos distintos, ni que éstos se tomaran desde el principio de 3 en 3 para asignarles cada aminoácido. En cualquier caso, una vez fijados los números con los que se iba a jugar, la equivalencia no era sencilla: la combinatoria nos dice que los posibles tripletes formados por 4 nucleótidos diferentes son 64 (43), por lo que necesariamente algunos aminoácidos estarán codificados por varios codones. Esto es lo que se conoce como la *degeneración* del código genético. Curiosamente, hay aminoácidos codificados por un solo codón, mientras que otros lo están por hasta seis codones diferentes. Existen estudios que relacionan la estabilidad de los distintos aminoácidos (y también su frecuencia de aparición en las proteínas) con esta variabilidad en el número de codones que los codifican, pero éste es aún un tema abierto.

Se ha investigado mucho sobre las posibles correlaciones entre cada triplete de nucleótidos y la estructura del aminoácido codificado. En este sentido, Michael Yarus ha analizado las interacciones entre aptámeros (ácidos nucleicos con capacidad para unirse a ligandos, de los que hablaremos posteriormente) de RNA y ciertos aminoácidos. Así, para ocho de los aminoácidos que forman proteínas se ha establecido una relación directa entre la secuencia de una región del aptámero que los reconoce y la del lazo anticodón de su tRNA correspondiente. Otros autores han correlacionado la primera posición de cada codón y las rutas de síntesis de cada aminoácido dentro del metabolismo celular, lo que sugiere una co-evolución entre el código genético (que probablemente al principio no implicaba a todos los pares aminoácido-tRNA) y las rutas biosintéticas de aminoácidos. Por su parte, Sutherland y otros científicos han propuesto que la universalidad del código genético estaría demostrando cómo, desde el mundo prebiótico, se produjo una interacción entre los sistemas de síntesis de aminoácidos/péptidos y de nucleótidos/RNA, constituyendo un Mundo ribonucleopeptídico con grandes posibilidades funcionales. Frente a estas explicaciones que van en la línea de un código *causal*, otros autores sostienen que fue *casual*, es decir, fruto de eventos azarosos que durante el Mundo RNA fueron uniendo cada aminoácido a uno o más tRNAs, quedando esas asociaciones como *accidentes congelados*, posteriormente mantenidos a lo largo de toda la evolución. En cualquier caso, gracias al establecimiento de un código genético pudo pasarse a un nuevo Mundo RNA/proteínas en el que el genotipo y el fenotipo quedaron separados, y además escritos en dos idiomas diferentes.⁴

En las protocélulas con genoma de RNA, el ribosoma fue comenzando a *leer* el mRNA y a formar enlaces peptídicos entre los aminoácidos correspondientes, aportados secuencialmente por los tRNAs. Con ello se lograba algo fundamental en la naturaleza: la continuidad del mensaje genético entre los ácidos nucleicos y las proteínas. En los ribosomas actuales esta función central para la vida, la actividad peptidil-transferasa, está realizada exclusivamente por el rRNA (en concreto, por una región del rRNA de mayor tamaño), sin la intervención de proteínas ribosomales, tal como determinaron Harry Noller y Thomas A. Steitz en el año 2000.⁵ Esta ribozima se denomina *centro peptidiltransferasa* (PT) y su caracterización supuso un importante impulso para el modelo del Mundo RNA, pues permitía postular cómo pudieron empezar a formarse proteínas a partir de la unión de aminoácidos, gracias a la información genética contenida en los mRNAs molde leídos por la ribozima PT. Así, a diferencia de lo que ocurre con los péptidos de secuencia aleatoria mencionados anteriormente, una proteína que resultara útil podría traducirse las veces que fuera necesario por la ribozima PT a partir del correspondiente mRNA.

Como el propio Cech y otros autores han propuesto, quizá al principio fueron moléculas de

RNA similares al centro PT las que comenzaron a unir aminoácidos en función de la secuencia de los RNAs presentes. Probablemente, a dichas ribozimas PT primordiales se les irían uniendo otras moléculas de RNA, ciertos péptidos previamente formados, algunos antibióticos (similares a las moléculas que actualmente inhiben a los ribosomas, pero que en esa época podrían estimular su función), e incluso algunas proteínas recién traducidas. Con ello se irían formando proto-ribosomas cada vez más eficientes, hasta originar ribosomas tan funcionales, complejos y finamente regulados como los que poseemos los seres vivos en la actualidad. Dadas las grandes similitudes que existen entre los ribosomas presentes en los tres linajes celulares, lo más probable es que LUCA ya contuviera ribosomas *modernos* muy parecidos a los de las bacterias actuales.⁶

Por otra parte, no existe ningún dato experimental acerca de posibles sistemas (actuales o pasados) que pudieran permitir *retro-traducir* la secuencia de proteínas a RNA (lo que supondría añadir el proceso Proteína→RNA a los esquemas mostrados anteriormente). Por tanto, aunque probablemente distintos péptidos cortos se formaron antes o a la vez que las ribozimas, no parece posible que las proteínas genéticamente instruidas precedieran al RNA en el origen de la vida. Volveremos a esta cuestión al profundizar sobre el propio origen de las moléculas de RNA.

Además de los ocho tipos de RNA catalíticos conocidos hasta la fecha, la biología contemporánea utiliza otras moléculas funcionales de RNA en el flujo de información genética. En concreto, distintos tipos de RNA están involucrados en el procesamiento del propio RNA una vez transcrito desde el DNA, y otros participan activamente en la regulación de la expresión génica en procariotas y eucariotas. Un buen ejemplo de regulación mediada por el RNA lo proporcionan ciertas secuencias descubiertas por Ronald R. Breaker en 2002, que forman parte del mRNA codificado por algunos genes. Estas secuencias se pliegan en estructuras capaces de unirse a moléculas pequeñas, actuando como *ribo-interruptores* que activan o inactivan la traducción de la proteína codificada en dicho gen. Tal descubrimiento sugería que quizá durante el Mundo RNA pudieron existir moléculas de RNA cuya función se vería modulada por unión a ciertos ligandos.

Este repaso por las características fundamentales de las ribozimas y RNA reguladores que existen en los seres vivos actuales nos permite preguntarnos hasta qué punto pudo existir, durante el Mundo RNA, algún tipo de *proto-metabolismo* basado únicamente en las capacidades catalíticas del RNA. Actualmente sólo conocemos las ocho ribozimas naturales comentadas, que están implicadas en el flujo de información genética y no en procesos realmente metabólicos de conversión de una molécula sustrato en un producto. Esto puede indicar que tales ribozimas metabólicas nunca existieron, por lo que el metabolismo inicial habría recaído exclusivamente en péptidos, en algunas moléculas orgánicas con capacidad catalítica o en ciertas superficies minerales. Otra opción es que diferentes ribozimas sí hubieran catalizado las reacciones proto-metabólicas necesarias pero que, dada su baja eficiencia, fueran sustituidas progresivamente por proteínas (a medida que se iban traduciendo por los proto-ribosomas y su funcionalidad era sometida a la selección natural), de forma que hoy no es posible saber cómo pudieron ser tales ribozimas. La disyuntiva es muy interesante, y ambas opciones han generado un buen número de reflexiones al respecto.

Una manera alternativa de enfocar el problema de la evolución de las funciones catalíticas, ante la limitación de la aproximación *topdown* desde la biología actual, es recurrir a la visión *bottom-up* y preguntarnos si es posible sintetizar en los laboratorios moléculas de RNA funcionales, entre ellas ribozimas que no existen en la naturaleza y que pudieran haber sido fundamentales durante el Mundo RNA.

Evolución de RNA *in vitro*

En 1967, mientras Woese, Orgel y Crick estaban sentando las bases del modelo del Mundo RNA, Sol Spiegelman y sus colaboradores realizaron el primer experimento de evolución *in vitro* de moléculas dentro de un tubo de ensayo, sin presencia de células en el medio de reacción. El experimento consistía en poner en una disolución muchas copias de la molécula de RNA (de 4.217 nucleótidos de longitud) que constituye el genoma de un virus que infecta a *E. coli*, denominado bacteriófago Q β . Al añadir al medio la enzima proteica con actividad RNA polimerasa que utiliza el virus para replicarse, se vio que ésta era capaz de hacer copias del genoma viral aunque se encontrara fuera del entorno celular donde habitualmente funciona. Eso sí, el medio debía disponer de los

ribonucleótidos necesarios y de otras moléculas requeridas en el proceso, y cuando se agotaban era preciso pasar una fracción de la mezcla de reacción a otro tubo de ensayo con sustratos frescos. Al ir avanzando en el número de pases tubo a tubo se observó que aparecía un RNA mutante que había perdido algunos de los cuatro genes del virus, y que al ser más corto que el genoma original era replicado a mayor velocidad por la RNA polimerasa.

La continuación del proceso llevó a la eliminación de todas las secuencias de RNA que eran innecesarias para la replicación de la molécula en dicho sistema *in vitro*, hasta terminar seleccionándose únicamente la región de 220 nucleótidos que estaba directamente implicada en la unión a la polimerasa. La molécula ganadora de la carrera evolutiva, 20 veces más corta que el genoma del virus del que derivaba, comenzó a conocerse con un nombre grandilocuente: *Monstruo de Spiegelman*. Se demostraba así que, fuera de su entorno natural, la biología puede evolucionar hacia soluciones insospechadas. En una competencia para infectar *E. coli*, ese pequeño monstruo no tendría ninguna opción de vencer al genoma original porque carecía de las funcionalidades virales necesarias, pero en el sistema artificial era claramente más apto que la larga molécula de partida. Este procedimiento experimental mostraba que los mecanismos evolutivos no afectan únicamente a los organismos (unicelulares o pluricelulares) y a los virus, sino que también pueden regir el comportamiento de conjuntos de moléculas sometidas a procesos de amplificación y selección *in vitro*. Desde entonces no vemos la evolución sólo como la fuerza que impulsa el mundo biológico del que formamos parte, sino como un proceso molecular reproducible en experimentos de laboratorio.

Dos décadas más tarde, los avances tecnológicos producidos en el ámbito de la biología molecular permitieron dar un salto cualitativo en este campo de investigación, con la puesta a punto de la tecnología denominada *selección de ácidos nucleicos in vitro* (también llamada *evolución experimental in vitro* o, en ocasiones, *evolución molecular*). Para comprender en qué se basa este ingenioso sistema, vamos a imaginar un experimento similar pero que se pudiera hacer con personas en vez de con moléculas. Supongamos que es sábado por la tarde en una zona comercial de una gran ciudad (por ejemplo la calle Preciados de Madrid o la de la Portaferrissa en Barcelona). La calle está abarrotada de paseantes, que en principio no tienen ninguna relación entre sí. Entonces decidimos hacer un experimento para averiguar, de entre todos ellos, cuántos serían capaces de tocar razonablemente bien una sonata sencilla con un violín que pongamos en sus manos. Para ello organizamos una fila de, digamos, 500 personas escogidas al azar, e iniciamos el experimento. Cuando van pasando por el lugar de la prueba, donde tenemos el violín y un atril con la partitura, podemos seleccionar los participantes que a nivel *estructural* nos parecen más adecuados (su posición con el instrumento es buena, la mano izquierda tiene el giro correcto y pasan bien el arco sobre las cuerdas) o quienes *funcionalmente* son mejores (pues son capaces de interpretar la pieza de forma más o menos correcta). A las personas que no superan esos criterios de selección, que lógicamente serán una inmensa mayoría, les agradecemos la participación en el experimento, les regalamos una camiseta como recuerdo y amablemente les invitamos a que sigan con su tarde de compras. Sin embargo, quizá algunos hayan sido capaces de tocar el violín suficientemente bien: será posible haber encontrado por azar a un estudiante de música, quizá a un intérprete aficionado... o incluso (aunque es muy improbable) podremos habernos topado con un gran violinista que paseaba por allí. Si no ha habido suerte, lo intentaremos de nuevo con otro grupo de viandantes.

A estos músicos en potencia, o eventualmente a los ya consagrados, los introducimos (aquí debemos recurrir a la ciencia ficción, lo que no está de más para este ejercicio de imaginación) en *la máquina de clonar*: con ella generamos 100 copias de cada violinista, aunque las réplicas no son perfectas ya que este aparato siempre comete errores e introduce algún cambio durante el clonaje. De esta forma volvemos a originar una población numerosa, pero ya claramente sesgada hacia personas con capacidad para tocar el violín. Sobre esa población repetiríamos la fase de selección, haciéndoles interpretar otra pieza algo más complicada. Entonces descartaríamos a los peores violinistas y nos quedaríamos con los mejores. Si repetimos el proceso un elevado número de veces, incrementando siempre el nivel de exigencia durante el examen, con el tiempo llegaremos a una población de buenos violinistas que se parecerá más a la sección de cuerda de una orquesta sinfónica que a ese grupo de personas que originalmente estaban pasando la tarde de compras. En la población final optimizada no todos serán igualmente virtuosos, lógicamente, por lo que podremos identificar quién sería el o la concertino de nuestra orquesta y quiénes ocuparían los

atriles de primeros o segundos violines.

Ahora volvamos al laboratorio e imaginemos que este experimento lo hacemos con moléculas de RNA en vez de con personas, en un tubo de ensayo con una disolución acuosa en lugar de en la calle, utilizando como criterio de selección la capacidad que puede tener el ácido nucleico plegado tridimensionalmente para unirse a otra molécula o bien para realizar una función bioquímica, y empleando reacciones enzimáticas (que cometerán el porcentaje de errores que deseemos durante la copia) para amplificar las moléculas que van superando la prueba a lo largo de cada ciclo del proceso. Ése es el protocolo experimental que pusieron a punto en 1990 dos laboratorios de forma independiente. El grupo de Larry Gold diseñó un procedimiento que partía de un número muy elevado de secuencias aleatorias de RNA (típicamente, entre uno y cien billones de ellas) y alternaba dos fases: la selección de las que eran capaces de unirse a una proteína diana y la amplificación de dichas moléculas funcionales. Denominaron *SELEX* (abreviatura de *Systematic Evolution of Ligands by EXponential enrichment*) a este protocolo cíclico de amplificación-selección *in vitro*, que simulaba en un tubo de ensayo los dos procesos clave que ocurren durante la evolución biológica. Simultáneamente, Jack W. Szostak y sus colaboradores realizaron un experimento similar, pero en ese caso las moléculas de RNA debían ser capaces de unirse específicamente a ciertos compuestos orgánicos de pequeño tamaño. Analizaron la funcionalidad de algunas moléculas individuales dentro de la población de RNA que había evolucionado, y para referirse a las que mostraban alta capacidad de unión al ligando acuñaron el nombre de *aptámeros* (derivado del adjetivo latino *aptus*, que significa «encajado» o «adaptado», y del término griego *meros*, equivalente a «unidad» o «partícula»). A diferencia de las ribozimas, los aptámeros no existen como tales en los seres vivos actuales, aunque los ribo-interruptores mencionados anteriormente pueden considerarse aptámeros naturales.

Una aproximación diferente fue llevada a cabo por el grupo de Gerald F. Joyce, que poco después realizó una evolución de RNA *in vitro* no desde una población de secuencias aleatorias, sino tomando como punto de partida la secuencia de la primera ribozima natural descubierta, que como se ha indicado es el intrón autocatalítico del grupo I de *Tetrahymena*. El empleo de ciclos de selección y amplificación con mutación permitió obtener diferentes variantes funcionales de la secuencia de partida, una de las cuales mostraba mayor eficiencia que la ribozima natural. Con estos experimentos se sentaban las bases para distinguir entre procesos *in vitro* de *selección* y de *evolución*, dependiendo de la tasa de mutación introducida durante la etapa de amplificación enzimática del RNA. En versiones posteriores de los experimentos de evolución *in vitro* se introdujeron también inserciones, deleciones y recombinaciones. Con todo ello se demostraba algo muy relevante: las ribozimas naturales (como ocurre con las enzimas proteicas) pueden ser *mejoradas* artificialmente en determinados parámetros.

En conjunto, mediante sistemas de selección y evolución *in vitro* ha sido posible producir un extenso repertorio de aptámeros (de RNA, y también de DNA de cadena sencilla) contra tipos muy diferentes de dianas moleculares, y también nuevas ribozimas y *DNAzimas* (enzimas de DNA, de las que no se conocen ejemplos en la naturaleza). Entre las nuevas ribozimas seleccionadas en el tubo de ensayo, algunas pueden realizar funciones metabólicas similares a las que actualmente llevan a cabo las enzimas proteicas. Esto demuestra algo que la aproximación *top-down* no nos podía desvelar: el RNA tiene la potencialidad química para realizar un gran número de funciones catalíticas. Por ello, muchos científicos mantienen que sí pudo existir un metabolismo básico basado en ribozimas durante el Mundo RNA. Entre las ribozimas obtenidas en los laboratorios destaca, por ejemplo, una capaz de sintetizar ribonucleótidos a partir de ribosa activada y pirimidinas: si existió una molécula catalítica similar, pudo haber asegurado un aporte de monómeros para la propia síntesis de moléculas de RNA.

Las ribozimas ponen de manifiesto que, al igual que las proteínas, el RNA puede plegarse en las estructuras tridimensionales requeridas para realizar funciones catalíticas. Sin embargo existe una diferencia evidente entre ambos biopolímeros: el RNA está formado por cuatro bases nucleotídicas muy similares desde el punto de vista químico, mientras que los péptidos y proteínas pueden contener 20 aminoácidos diferentes y con distintos grupos funcionales, capaces de intervenir en una mayor variedad de reacciones. Algunos autores han propuesto que, si inicialmente había ribozimas que catalizaban reacciones metabólicas, éstas estarían unidas a moléculas orgánicas de diferente tipo o a péptidos que pudieran actuar como *co-ribozimas*, por similitud a las coenzimas que en muchas reacciones metabólicas actuales realizan la función catalítica en el contexto estructural

aportado por una enzima proteica. De todos modos, cuando empezaron a traducirse las primeras proteínas se mostrarían como moléculas mucho más versátiles para catalizar reacciones bioquímicas de distinto tipo, eliminando prácticamente por completo cualquier otra opción que hubiera estado operando con anterioridad. La función de las ribozimas se ha mantenido como un vestigio de esa civilización pasada, al igual que montar a caballo es hoy un modo de transporte útil (e incluso imprescindible en algunos entornos) pero globalmente anecdótico en un mundo que hace más de cien años descubrió la eficiencia de los motores de explosión.

Los primeros replicantes

Independientemente del número y complejidad de las ribozimas que pudieran operar durante el Mundo RNA, el mantenimiento a medio plazo de un sistema proto-celular basado en RNA (denominado *ribocito* por Szostak) requería la existencia de una ribozima con capacidad polimerasa que replicara las moléculas de RNA presentes en su interior. Esta ribozima *replicasa de RNA* (o, de forma más técnica, *polimerasa de RNA dependiente de un molde de RNA*) repondría las demás ribozimas funcionales cuando se degradaran, y también duplicaría su número cuando el ribocito fuera a dividirse, de forma que las protocélulas hijas recibieran aproximadamente la misma dotación de todos los catalizadores. Lógicamente, su acción sería dependiente de la disponibilidad de los ribonucleótidos necesarios para el proceso de copia, lo que estaría muy favorecido (como ha demostrado el propio Szostak), si existieran canales peptídicos transportadores atravesando su membrana. Lo más interesante es que dicha replicasa de RNA debería ser capaz de copiar también su propia secuencia, tomando como molde otra molécula igual a ella. Ese eventual *RNA auto-replicante* no se ha encontrado nunca en la naturaleza, y hasta el momento tampoco ha sido posible originarlo mediante sistemas de evolución *in vitro*. Sin embargo, en los laboratorios se avanza con paso firme hacia su obtención, partiendo de ribozimas con actividad *ligasa* (que unen covalentemente otras dos moléculas de RNA) a las que se ha dotado de capacidad para añadir, uno a uno, nucleótidos complementarios a la secuencia de la molécula de RNA molde. En el momento de escribir estas páginas, quien parece más cerca de conseguir el primer RNA auto-replicante es Philipp Holliger, pues su grupo ha obtenido por selección *in vitro* una ribozima RNA polimerasa de 187 nucleótidos que es capaz de copiar una molécula con su misma secuencia hasta casi la mitad de su longitud.

Tan interesante como esta carrera hacia la mayor longitud polimerizable por una ribozima es la medida del porcentaje de errores o mutaciones que se producen durante dicha replicación. Las replicasas de RNA obtenidas *in vitro* cometen muchos errores, de media el 1%: de cada 100 monómeros que se introducen durante el proceso de copia, uno es incorrecto. Aunque pueda no parecerlo, ése es un porcentaje de error o *tasa de mutación* muy alto, pues si medimos el que tienen las polimerasas de DNA (que son enzimas proteicas) cuando copian el genoma de un eucariota pluricelular (por ejemplo, el de una orquídea o un hipopótamo), comprobamos que son muchísimo más fiables o *fieles*: se equivocan, de media, en un monómero de cada mil millones introducidos durante la copia. En valores intermedios entre estos dos extremos se encuentran, en orden decreciente de fidelidad, los sistemas que copian el genoma de eucariotas unicelulares, bacterias, virus con genoma de DNA, virus RNA y viroides.

Si las replicasas de RNA iniciales tenían una tasa de mutación tan alta como muestran los experimentos *in vitro*, cada vez que se copiara una secuencia de en torno a 200 nucleótidos se cometerían uno o dos errores, lo que al repetirse sucesivamente originaría poblaciones muy heterogéneas de moléculas, parecidas entre sí pero no iguales. Esto sería negativo (muchas de las moléculas mutantes no podrían realizar su función y su trayectoria evolutiva se interrumpiría), pero por otro lado tal diversidad genética resultaría ventajosa ya que se podían someter a la selección natural muchas variantes de la misma molécula, con lo que quizá alguna mejorase la eficiencia de la ribozima inicial. Como resultado, constantemente se estaría produciendo un proceso de prueba y error, que permitiría una evolución muy rápida de las secuencias hacia las funciones bioquímicas más útiles. La formulación matemática de cómo pudieron auto-organizarse y evolucionar las primeras poblaciones de moléculas replicantes de este tipo fue realizada por Manfred Eigen en 1971 en su *modelo de las cuasiespecies*, que suponía un punto de encuentro entre la visión molecular de la biología evolutiva y la teoría de la información. Como mostraremos en el siguiente capítulo, pocos

años después se demostró que los virus con genoma de RNA están formados por poblaciones altamente heterogéneas de mutantes, que por similitud con el modelo de Eigen se denominan *cuasiespecies virales* y constituyen un modelo experimental muy adecuado para estudiar la posible dinámica replicativa durante el Mundo RNA.

En aquel mundo de los primeros replicantes todo el *espacio de genotipos* estaba por explorar y los ribocitos con RNA polimerasas en su interior serían auténticos pioneros que algunas veces descubrirían soluciones muy eficientes pero casi siempre tomaban trayectorias que más tarde se mostraban como calles sin salida. En el camino hacia la vida había vías rápidas y cambios de sentido, atajos, senderos tortuosos, carreteras cortadas. No podemos saber cuántas veces se inició este proceso, pero lo más lógico es asumir que debieron de ser numerosas, en diferentes entornos y con distintas condiciones fisicoquímicas.

Origen del RNA y Mundos pre-RNA

A pesar de la fuerte evidencia experimental que apoya la hipótesis del Mundo RNA, las principales críticas al modelo tienen que ver con el propio origen de la molécula de RNA en el contexto prebiótico. Entre las cuestiones en discusión están los mecanismos que permitieron sintetizar los ribonucleótidos que lo componen, su polimerización antes de la aparición de ribozimas con esa capacidad catalítica, la estabilidad de las moléculas de RNA una vez formadas, y el modo en que pudieron surgir las primeras actividades catalíticas en ellas.

La formación de los monómeros del RNA, mediante esquemas tradicionales y con el descrito por Sutherland en 2009, ha sido mostrada en el apartado dedicado a la química prebiótica. Una vez sintetizados los ribonucleótidos, ¿qué mecanismo o mecanismos de polimerización abiótica pudieron darse antes de la existencia de ribozimas RNA polimerasa que catalizaran el proceso? Análogamente a lo indicado para la unión entre aminoácidos a través de enlaces peptídicos, la polimerización de nucleótidos es un proceso de condensación que requiere un aporte de energía y está muy desfavorecido termodinámicamente en disolución acuosa. Por tanto, para lograr unir los monómeros de RNA (en presencia de una molécula de RNA molde o en ausencia de ella) se requieren sistemas catalizadores. Entre ellos se ha investigado un tipo de arcilla denominado montmorillonita (y, también otros minerales o rocas), zonas de contacto entre hielo y agua líquida, o interfases entre disoluciones acuosas y lipídicas. En el primer caso, los experimentos de James P. Ferris han mostrado que entre las capas paralelas (características de los filosilicatos) de la montmorillonita húmeda existen canales cuyas dimensiones y distribución de cargas eléctricas favorecen la entrada de ribonucleótidos (previamente activados por unión a otros grupos químicos como el imidazol). Estos monómeros quedan dispuestos a las distancias y con las orientaciones adecuadas para que se produzca el enlace entre ellos gracias a la liberación de los grupos activadores. De esta forma, se han llegado a obtener polímeros de RNA de hasta 40 o 50 nucleótidos correctamente unidos entre sí. Por su parte, en interfases agua-hielo y agua-lípidos otros investigadores como Pierre-Alain Monnard, Philipp Holliger y Deamer han generado, respectivamente, moléculas de RNA de hasta 100 nucleótidos que en tales casos no necesitan estar activados químicamente para reaccionar entre sí.

Una ventaja adicional de cualquiera de estos sistemas inorgánicos es que, además de actuar como catalizadores de la polimerización de ribonucleótidos, estabilizan la molécula de RNA una vez formada. Esto es especialmente relevante en el caso de la montmorillonita, ya que en sus superficies e intercapas el RNA disminuye mucho su velocidad de degradación con respecto a la que presenta en disolución. Tales características se unen al hecho de que este filosilicato también promueve la formación de las propias bases nitrogenadas, así como (según se indicó previamente) de aminoácidos, péptidos y vesículas de ácidos grasos (pudiendo quedar fragmentos de la arcilla encapsulados en el interior de ellas). Por todo ello, la montmorillonita se ha propuesto como un sustrato inorgánico clave en la co-evolución de péptidos y RNA, en el camino hacia la formación de sistemas protocelulares. De hecho, dada la creciente importancia de esta arcilla se está reconsiderando el papel que pudieron desempeñar las superficies de rocas y minerales en el origen de la vida, hasta el punto de que algunos autores proponen sustituir el escenario tradicional de la *sopa prebiótica* más o menos diluida por el de una apetecible *pizza prebiótica*. Incluso podríamos añadir una línea más a la carta de nuestra particular *trattoria* y, pensando en la relevancia de las

intercapas de los filosilicatos, proponer una *lasaña prebiótica*.

Todo lo descrito en los dos últimos párrafos muestra algo que distintos autores hemos propuesto en el contexto del origen de la vida, como comentaremos en el capítulo 6: las reacciones que probablemente se produjeron ocurrirían en medios altamente heterogéneos, implicando el tipo de procesos que estudia la denominada *química de sistemas*. Si en escenarios de este tipo comenzaron a formarse las primeras moléculas de RNA, ¿podrían algunas de ellas funcionar como ribozimas con capacidad RNA polimerasa, similares a las que se obtienen por evolución *in vitro*? Algunos investigadores han mantenido que tal vez fuera así, a pesar de que las secuencias de nucleótidos polimerizados abióticamente son aleatorias (no hay un mensaje genético en ellas), y que su longitud y estructura son muy variables. Por el contrario, otros autores proponemos que sería mucho más probable un origen *paso a paso* de moléculas de RNA funcionales por medio de un mecanismo que hemos denominado *evolución modular*.

Según nuestro modelo, módulos cortos de RNA (cadenas de en torno a 40 nucleótidos, como los típicamente formados por polimerización en presencia de montmorillonita) se podrían ir uniendo progresivamente entre sí gracias a que algunos de ellos, siempre presentes en proporción suficientemente alta en poblaciones de RNA con secuencia aleatoria,⁷ podrían actuar como *ribozimas en horquilla*. Éstas constituyen uno de los ocho grupos de ribozimas naturales comentados, y son capaces de unir covalentemente (o *ligar*, por lo que se les denomina *ligasas*) entre sí los módulos de RNA preformados. Hemos propuesto que tales módulos podrían haber desempeñado previamente funciones catalíticas adicionales, por ejemplo implicadas en procesos metabólicos. De esta forma se irían uniendo diferentes piezas en esa cadena de RNA que crecía paso a paso. Algunas de las moléculas ensambladas se plegarían de forma que la ribozima con actividad ligasa mantenía su funcionalidad, lo que permitiría seguir uniendo módulos hasta llegar a una molécula suficientemente larga (de en torno a 190 nucleótidos, si se parecía a las obtenidas *in vitro* actualmente) y compleja para empezar a funcionar como RNA replicasa. Esta hipótesis, demostrada experimentalmente por el grupo de Holliger en un artículo reciente, se considera plausible como *punte* entre la polimerización aleatoria de moléculas cortas de RNA y la aparición de las ribozimas necesarias para el establecimiento del Mundo RNA.

En paralelo, el grupo de Joyce ha demostrado que otras ribozimas con actividad RNA ligasa (más largas y complejas que las de estructura *en horquilla*) pudieron originar redes de replicación auto-mantenida de su propia secuencia, mostrando un crecimiento exponencial. De hecho, han propuesto este sistema como un modelo de auto-replicación que podría ser fundamental en el origen de la vida. Un resultado reciente de esta línea de investigación ha permitido seleccionar *in vitro* ribozimas RNA ligasas capaces de ensamblar, sobre un molde con la misma secuencia, ribonucleótidos cuya quiralidad es opuesta a la de la propia ribozima, pudiendo por tanto originar una imagen especular de ella misma. Con todo ello, la investigación sobre ribozimas con actividad RNA ligasa es un campo de gran interés en la actualidad, como paso intermedio para la formación de ribozimas RNA replicasas que garantizaran la continuidad evolutiva de la información genética de un *proto-genoma* de RNA.

Por otra parte, aunque parece plausible que el RNA precediera tanto a las proteínas como al DNA, ¿quiere esto decir que el RNA fue *el primer* biopolímero con información biológica, tras la fase de formación de monómeros? O, por el contrario, ¿es más probable que existieran otras *moléculas genéticas* anteriormente, como etapas intermedias entre la química prebiótica y el Mundo RNA? Para intentar responder a estas preguntas se ha desarrollado un extenso campo de investigación, iniciado por Albert Eschenmoser y otros bioquímicos, encaminado a la síntesis de polímeros informativos *análogos de ácidos nucleicos*, algunos de los cuales quizá pudieron protagonizar eventuales Mundos pre-RNA.

Varios de estos análogos artificiales contienen modificaciones en ciertos grupos de la ribosa o de las bases nitrogenadas naturales, mientras que otros poseen esqueletos de mayor simplicidad estructural y/o estabilidad química que el basado en polímeros de ribosa-fosfato característico del RNA y DNA. Por ello, se ha propuesto que algunos de estos análogos podrían haber tenido mayor probabilidad que el RNA para ser generados abióticamente. En cualquier caso, hasta ahora todos los ácidos nucleicos sintéticos tienen en común con los naturales que su información genética se mantiene como una secuencia de bases nitrogenadas, siendo capaces de hibridarse por complementariedad de bases con el RNA y el DNA. Uno de los primeros ácidos nucleicos artificiales, desarrollado por el grupo de Steven A. Benner, se denominó GNA, ya que su esqueleto

contiene unidades de glicerol (un alcohol muy sencillo del que hemos hablado previamente) unidas a través de grupos fosfato. La búsqueda de simplicidad química llevó también a la síntesis del ácido nucleico basado en treosa (TNA), que es capaz de plegarse en estructuras tridimensionales funcionales. Mediante una aproximación alternativa, Peter Nielsen sintetizó en 1991 el análogo denominado ácido nucleico peptídico (PNA), que combina las bases nitrogenadas de los ácidos nucleicos con un esqueleto químicamente similar al basado en enlaces peptídicos de las proteínas. Otros ácidos nucleicos sintéticos contienen grupos químicos que restringen la plasticidad estructural de su esqueleto, como ocurre en el llamado ácido nucleico cerrado (LNA). En la actualidad se sigue investigando activamente sobre éstos y otros análogos artificiales (que globalmente se denominan XNAs), en busca de su potencialidad prebiótica tanto estructural como funcional. Así, el grupo de Holliger ha descrito en 2015 cuatro tipos de XNAs que son capaces de realizar funciones catalíticas de corte y unión de las propias moléculas, por lo que se denominan *XNAzimas* y permiten hipotetizar sobre la posible existencia de polímeros que pudieron llevar a cabo funciones bioquímicas incluso antes de la aparición del RNA.

Dado que todos los análogos de ácidos nucleicos desarrollados hasta la fecha son capaces de interaccionar con cadenas complementarias de RNA y de DNA, si alguno de ellos hubiera protagonizado un eventual Mundo pre-RNA podría haber actuado como molde para transmitir al RNA la información genética acumulada y optimizada en él hasta ese momento. De esa forma se habría garantizado la continuidad de la información genética entre dicho análogo y el RNA, como posteriormente tuvo que ocurrir entre el RNA y el DNA. No obstante, dado que ninguno de estos ácidos nucleicos sintéticos existe en la naturaleza, no hay pruebas a favor de que (de forma aislada o coordinada) pudieran haber sido relevantes para el origen de la vida.

Una opción alternativa (aunque también carece de pruebas que la apoyen desde la biología actual) es que los primeros sistemas moleculares capaces de almacenar algún tipo de información heredable no tuvieran similitud química o estructural con los ácidos nucleicos. Así, se han propuesto sistemas minerales como ciertos cristales, y también silicatos y otras rocas, que son capaces de crecer y hacer copias de sí mismos cuando el medio aporta los componentes necesarios, e incluso transmitir errores o defectos cristalinos a su *descendencia*. Este modelo de un sistema informativo de naturaleza mineral, que habría precedido a la era de los ácidos nucleicos, fue planteado en 1985 por A. Graham Cairns-Smith, en su libro *Siete pistas sobre el origen de la vida*. Su propuesta resultó novedosa y a la vez controvertida, pues proponía que la arcilla podría haber sido una especie de andamiaje o *sistema proto-genético de baja tecnología* sobre el que luego se construyeron las moléculas informativas que conocemos en la actualidad. Las sorprendentes funcionalidades de la montmorillonita, tal como se ha comentado, irían a favor de la importancia de estas rocas en el contexto prebiótico. Sin embargo, no existe ninguna forma conocida por la cual algún tipo de información mantenida en una roca o mineral pudiera haberse transferido a un ácido nucleico. Por tanto, incluso imaginando una *arcilla proto-genética* se habría producido una discontinuidad evolutiva y la información heredable tendría que haberse originado *de novo* en un sistema basado en análogos de ácidos nucleicos o en el propio RNA.

La necesaria continuidad genética entre los sistemas informativos pone de manifiesto un hecho sobre el que muchos científicos han reflexionado: toda información heredable conocida está mantenida en un material genético, pero la información *no es* esa molécula, esa sustancia material, sino *el mensaje* que ella porta. De hecho, el mensaje sobrevive a la molécula (una vez replicado, el material genético original puede degradarse pero la información no se habrá perdido) e incluso al organismo que lo contiene (pues dicha información pasará, más o menos modificada, a su descendencia). En cierta medida, lo que somos perdura en nuestros hijos. Así, si asumimos que el origen de la vida podría identificarse con la aparición de la información heredable (para lo que se precisa tanto la molécula informativa como el metabolismo que permite tal heredabilidad), la historia evolutiva de los seres vivos en nuestro planeta se puede asimilar a la sucesión de entidades materiales que han ido portando esa información, desde el mundo precelular hasta hoy.

Volviendo a recurrir a las metáforas, la información genética sería *la llama* que los atletas se pasan de mano en mano antes de las olimpiadas... aunque en este caso cada uno de ellos podría encender simultáneamente las antorchas de varios corredores, que seguirían trayectorias diferentes y a su vez producirían bifurcaciones sucesivas. Si el primer ser vivo comenzó su carrera en Olimpia, la biodiversidad actual mantendría encendidas millones de antorchas diferentes derivadas de aquel fuego primigenio. Estamos, sin duda, ante una cuestión muy sugerente. Por eso merecía la pena

detenerse en todo lo comentado en este capítulo, que tiene mucho que ver con la época en la que algunas moléculas comenzaron a trascender su propia naturaleza química para constituir sistemas con información heredable, el sustrato sobre el que opera la evolución.

Virus y viroides

Gracias al trabajo pionero de Louis Pasteur y Robert Koch, a mediados del siglo XIX ya se conocía la existencia de un complejo *mundo microbiano* formado por bacterias, protozoos y hongos. Sin embargo, el propio Pasteur fue incapaz de encontrar, aplicando la metodología que tan fructífera había resultado para otras enfermedades, el agente etiológico de la rabia. Esto llevó a postular la existencia de entidades infecciosas radicalmente diferentes a las caracterizadas hasta entonces, mucho más simples que las bacterias y demasiado pequeñas para ser observadas con el microscopio óptico. ¿Qué tipo de patógenos eran? ¿Se trataba realmente de seres vivos?

El discreto encanto de los virus

La rabia, la fiebre amarilla y otras enfermedades muy temidas en la época de Pasteur, Darwin y Mendel, eran producidas por un tipo de entidades replicativas desconocidas hasta entonces: los *virus* (palabra que en latín significa «toxina» o «veneno»). Los primeros virus capaces de infectar a las plantas, a los animales, y dentro de ellos a nuestra especie, fueron descubiertos a finales del siglo XIX: el virus del mosaico del tabaco (por Dimitri Ivanovski y Martinus W. Beijerinck), el virus de la fiebre aftosa (Friedrich Loeffler y Paul Frosch) y el virus de la fiebre amarilla (Walter Reed y James Carroll), respectivamente. En esos experimentos pioneros, la única propiedad fisicoquímica que definía a los virus era su capacidad de atravesar los diminutos poros del *filtro de Chamberland*, a diferencia de los demás microbios conocidos, cuyo tamaño les impedía pasar al filtrado. En la década de 1910, Félix D'Hérelle y Frédéric Twort descubrieron los *bacteriófagos* (también conocidos como *fagos*), virus que infectan a las bacterias.

La investigación sobre la estructura de los virus se inició a partir la década de 1930, gracias a dos avances tecnológicos revolucionarios: la microscopía electrónica y la difracción de rayos X. Con ello se pudo determinar que los virus son partículas muy pequeñas (por lo general, entre 2 y 50 veces menores que una bacteria típica), constituidas por un genoma y una cápside proteica que protege al material genético cuando se encuentra en el medio extracelular. El genoma de los virus es mucho más variado que el de las células: puede ser de RNA o de DNA, en ambos casos de cadena sencilla o doble, y además puede presentar topología circular, lineal o segmentada. Las cápsides virales poseen simetría icosaédrica o helicoidal, y se forman por auto-ensamblaje de las proteínas que las constituyen. Exteriormente a la cápside, algunas familias de virus presentan una cubierta lipídica que proviene de la última célula a la que han infectado. En la actualidad se conoce la secuencia completa del genoma de decenas de miles de especies de virus, que se agrupan en más de 80 familias diferentes.¹ Cada familia viral presenta un ciclo de infección característico, pero en todos los casos las etapas principales se pueden resumir en las siguientes: reconocimiento de la célula diana y entrada en ella, desensamblaje de la cápside y liberación del genoma viral, replicación de dicho genoma utilizando una enzima (RNA polimerasa, transcriptasa reversa o DNA polimerasa) codificada por el propio virus (seguida de la integración del DNA viral retro-transcrito en el genoma celular, en el caso de los retrovirus), transcripción del DNA genómico viral (en los retrovirus y en los virus DNA) por RNA polimerasas celulares, traducción de las proteínas codificadas en el mRNA viral por los ribosomas celulares, ensamblaje de las partículas virales producidas, salida de la célula (rompiéndola o no, en función del tipo de virus) al medio extracelular, e infección de las siguientes células.



FIGURA 2.6. Representación esquemática de dos ejemplos de virus, uno con genoma de DNA y otro de RNA. El virus DNA escogido corresponde a una de las muchas familias de bacteriófagos caracterizadas. Las principales partes que lo componen son la cabeza (con una cápside, formada por proteínas, que envuelve el genoma de DNA), el collar situado en su base, la vaina o tallo, y la placa basal desde la que se proyectan espículas y largas fibras caudales (con las que se fijará al exterior de la bacteria a la que va a inyectar su genoma). El virus RNA esquematizado es similar a algunas familias que infectan a eucariotas y procariotas. Está compuesto principalmente por una membrana lipídica en la que se anclan distintas proteínas de cubierta (empleadas para interaccionar con otras proteínas receptoras en la membrana de su célula diana), una cápside proteica y el genoma de RNA en su interior. Ambos virus no están dibujados a escala. © Eduardo Saiz Alonso.

Por tanto, los virus son fragmentos de información genética cuya única función es conseguir su propia replicación. El ciclo replicativo viral se realiza siempre a expensas de la maquinaria molecular proporcionada por las células (procarióticas o eucarióticas) a las que infectan, por lo que los virus son *parásitos obligados* que requieren utilizar (al menos) los ribosomas y las redes metabólicas de su célula hospedadora. El genoma de los virus suele ser compacto y está muy optimizado: por lo general, codifica únicamente su polimerasa, las proteínas de su cápside y las necesarias para realizar funciones esenciales en el ciclo infectivo viral que no sean aportadas por la célula hospedadora. La naturaleza está llena de ejemplos muy interesantes sobre los finos ajustes funcionales que se han ido produciendo a lo largo de la co-evolución de los virus y las especies celulares a las que infectan. Sabemos que los virus siempre vencen, así que por mucho que se fortifiquen las ciudades, los caballos de Troya siguen burlando las defensas y entrando en ellas. Eso sí, sólo una mínima fracción de las especies de virus que parasitan un organismo (por ejemplo, a cada uno de nosotros) producen efectos perjudiciales en él. Como iremos viendo, los virus no merecen la mala fama que tienen ya que en conjunto son claramente más beneficiosos que perjudiciales.

Se estima que pueden existir en nuestro planeta cientos de millones de especies virales, al menos tantas como especies celulares. Entre los (aún muy minoritarios) virus caracterizados conocemos especies que infectan a bacterias, a arqueas y a eucariotas. Además, se han detectado virus en todos los entornos de la biosfera en los que se han buscado, incluso en los que poseen características fisicoquímicas más extremas. Así, por poner sólo dos ejemplos, el grupo de Antonio Alcamí estudia virus capaces de infectar a bacterias que habitan en la Antártida, y el de Ken Stedman ha caracterizado otros que parasitan a arqueas que viven a más de 80 °C en el parque nacional de Yellowstone (Wyoming, Estados Unidos). Los virus son muy abundantes y variados en todas las aguas y suelos de la Tierra, por lo que constituyen un enorme reservorio genético en la biosfera. Algunos autores plantearon en 2014 que los virus también pueden estar implicados en procesos de mineralización de materia orgánica: si esto se confirma, sería posible observar sus fósiles en estromatolitos (comunidades microbianas laminares fosilizadas, de las que hablaremos posteriormente). Varias estimaciones han propuesto que el número de partículas virales existentes actualmente en nuestro planeta podría ser de 10³², más de diez veces superior al del total de células. La importancia ecológica de los virus se pone también de manifiesto por el hecho de que controlan los tamaños poblacionales de las especies celulares y además, como veremos en capítulos posteriores, dinamizan sus genomas.

La longitud del RNA o DNA genómico viral es muy variable entre diferentes familias, desde menos de 2.000 nucleótidos hasta más de dos millones.² Durante la replicación de los genomas virales se introducen mutaciones y otras modificaciones, como recombinaciones o reordenamientos de fragmentos génicos. Éstas serán fijadas si producen una mayor eficiencia biológica o *fitness*, en ese momento y ambiente, con respecto al virus original. Las especies de virus con genoma de RNA poseen una variabilidad y capacidad adaptativa mucho mayores que los sistemas replicativos con genoma de DNA (virus DNA y organismos celulares). La principal razón para ello está en que los virus RNA presentan tasas de mutación muy elevadas, dado que las enzimas utilizadas para la replicación de su genoma son RNA polimerasas sin actividad *correctora de errores*. Así, su tasa de mutación es del orden de 10⁻⁴: uno de cada diez mil nucleótidos copiados resulta, de media, erróneamente incorporado en cada ronda de replicación. Por el contrario, en la mayor parte de los virus DNA y en todos los organismos celulares sus DNA polimerasas sí poseen actividad correctora de errores, por lo que la *fidelidad* de copia es cien mil veces mayor, con tasas medias de mutación de tan sólo 10⁻⁹. La estructura poblacional que genera la replicación altamente mutagénica de los virus RNA se denomina *cuasiespecie viral*, concepto acuñado por Esteban Domingo y sus

colaboradores en 1978, cuando descubrieron que tales distribuciones de genomas mutantes eran formalmente equivalentes a las cuasiespecies teóricas propuestas por Eigen siete años antes. Un virus RNA evoluciona como una población de partículas virales genéticamente relacionadas pero diferentes entre sí, por lo que cada una de ellas posee un *fitness* distinto y por tanto mayor o menor representación en la población. Entre las partículas virales que forman una cuasiespecie se establecen interacciones positivas (o *cooperativas*) y negativas (o *defectivas*). Todas estas características confieren a los virus RNA una capacidad de adaptación extraordinaria, y quizá también nos hablen sobre sus orígenes.³

Orígenes de virus y viroides

Entre los virus RNA, uno de los casos más interesantes por su posible relación con estrategias propias de la evolución temprana de la vida lo encontramos en una familia viral no demasiado estudiada, pero con la que en realidad tenemos una relación muy estrecha porque *nos bebemos* a muchos de sus miembros cada vez que tomamos una copa de vino o una cerveza. Se trata del género *Narnavirus*, perteneciente a la familia *Narnaviridae*, que infecta a levaduras como *Saccharomyces cerevisiae* y otras especies implicadas en la fermentación de bebidas alcohólicas. A diferencia de casi todos los demás virus, los narnavirus carecen de cápside proteica.⁴ Su genoma es una corta molécula de RNA, de entre 2.500 y 2.900 nucleótidos, que codifica sólo una proteína: su RNA polimerasa. Por tanto, sin profundizar en los detalles de su interesante ciclo replicativo, podemos afirmar que los narnavirus son moléculas de RNA que contienen casi únicamente la secuencia de la proteína que cataliza su propia replicación. El RNA viral y la proteína codificada se encuentran siempre asociados, formando complejos ribonucleoproteicos estables en el citoplasma de la levadura. Así, tal vez los narnavirus podrían ser los representantes actuales de una estrategia replicativa muy antigua, propia del Mundo RNA/proteínas, en la que genotipo y fenotipo ya están separados en dos moléculas diferentes pero siguen estrechamente relacionados.

También resulta relevante en este contexto el género *Deltavirus*, que contiene virus defectivos para cuya viabilidad se requiere la coinfección de la misma célula por otro virus plenamente funcional. El deltavirus mejor caracterizado es el virus de la hepatitis delta (VHD), que sólo puede infectar las células del hígado de nuestra especie cuando lo hace a la vez que el virus de la hepatitis B (VHB). El genoma del VHD es una molécula de RNA circular y muy estructurada con sólo 1.680 nucleótidos, que contiene un único gen (no el que codifica su polimerasa) y además una de las ribozimas de las que se habló en el capítulo anterior. Con ese escaso arsenal, pero utilizando enzimas del hospedador y ciertas proteínas del VHB, el VHD puede replicarse en el hepatocito. Por tanto, se ha planteado que los genomas de los deltavirus podrían haber surgido como una combinación entre los de virus muy reducidos genéticamente y las moléculas de RNA de las que hablamos a continuación.

Un paso más hacia la simplicidad de las entidades replicativas sub-celulares son los *viroides*, parásitos moleculares aún más sencillos que cualquier virus, pues constan únicamente de una molécula de RNA de topología circular, muy estructurada y con tamaño extremadamente pequeño: entre 246 y 401 nucleótidos. A diferencia de los genomas virales, el RNA viroidal no contiene genes y, por tanto, *no codifica ninguna proteína*: se replican en el interior celular gracias a que *secuestran* las RNA polimerasas y del hospedador para que, en vez de transcribir el DNA celular, produzcan su progenie. Por tanto, los viroides son (como los deltavirus) parásitos de la maquinaria de transcripción celular, mientras que todos los virus (incluyendo los propios deltavirus) lo son de la de traducción. La replicación de los viroides está asociada a unas tasas de mutación aún mayores que las de los virus RNA. Estos parásitos fueron descubiertos por Theodor O. Diener en 1971, y desde entonces sólo se han encontrado en plantas: en torno a 30 especies, agrupadas en las familias *Pospiviroidae* y *Avsunviroidae*, cuya replicación se produce, respectivamente, en el núcleo o en el cloroplasto celular. Los genomas de los viroides pertenecientes a la segunda familia contienen una ribozima en cabeza de martillo, que introduce un corte en la molécula del viroide necesario para su ciclo infectivo. Debido a todo ello, a pesar de su estrecho rango de hospedadores en la actualidad, los viroides se han propuesto como supervivientes del Mundo RNA, y científicos como Ricardo Flores están estudiando en profundidad las relaciones entre el genotipo (secuencia) y el fenotipo (estructura y función) en estas interesantes moléculas de RNA presentes en nuestra biosfera.

Ante tales características surge una pregunta evidente: ¿los virus y los viroides pudieron surgir antes que la vida celular? Siguiendo un razonamiento basado en que *más simple* implicaría necesariamente *más primitivo*, en 1922 Muller postuló que el primer organismo vivo pudo haber sido *un gen primitivo*, y en 1929 Haldane precisaba que «la vida pudo haberse mantenido en el estado de virus durante millones de años, antes de que un adecuado ensamblaje de unidades elementales pudiera formar conjuntamente la primera célula». Por el contrario, en su hipótesis de 1924 Oparin mantenía una visión más cercana al modelo del metabolismo primitivo que al de los genes (encapsidados o no) ancestrales. Durante las dos décadas posteriores, científicos como Robert G. Green o André Lwoff destacaron que la simplicidad de los virus no implica necesariamente su antigüedad ya que, dada su naturaleza parasítica, también podría reflejar procesos de degeneración o reducción genética a partir de genomas celulares anteriores.

Desde entonces se han planteado diversas teorías sobre el posible origen de los virus y viroides, tema aún sujeto a una interesante controversia científica. Como consenso de las posturas actuales más coherentes con las evidencias genéticas y bioquímicas, sí es posible plantear algunas ideas generales al respecto. Así, probablemente los primeros viroides (o moléculas similares, como los llamados *RNAs satélites*) aparecieron durante el Mundo RNA, como parte de los RNAs que iban incorporando genotipo y fenotipo (incluyendo en ocasiones actividades catalíticas) dentro de la misma molécula. Estos viroides podrían parasitar a los ribocitos que se estuvieran reproduciendo en esa época, y tales hospedadores les aportarían las ribozimas con actividad RNA polimerasa necesarias. Más adelante, ya en el Mundo RNA/proteínas, aparecerían los virus RNA más sencillos, que serían seleccionados evolutivamente por su capacidad para *traficar* con fragmentos de información genética entre proto-células con genoma de RNA. Probablemente se realizaron muchos experimentos de ensamblaje de genomas virales en los que podrían coexistir ribozimas junto a secuencias codificantes, entre los que algunos podrían haber sido similares a los deltavirus actuales. Pero el genoma de los primeros virus RNA plenamente viables quizá consistiera en el gen de una RNA polimerasa independizado del genoma proto-celular, siendo tal vez análogos a los narnavirus actuales. Algunos de esos virus podrían compartimentarse, utilizando una vesícula derivada de la membrana celular, o bien péptidos o proteínas con capacidad de autoensamblaje que formarían cápsides primitivas. Al final de esa época, la capacidad de copiar moléculas en sentido RNA→DNA *descubierta* por una enzima con actividad transcriptasa reversa pudo ser aprovechada por algunos virus RNA para incorporar ese gen a sus genomas, iniciando la estrategia seguida por los retrovirus actuales. Una vez comenzado el Mundo DNA/RNA/proteínas, los primeros virus DNA podrían haber surgido como vehículos de intercambio de información entre los genomas de DNA de los ancestros de LUCA.

Dentro de este esquema muy simplificado (y por tanto mucho más *lineal* que el probablemente producido), desde sus respectivos orígenes distintos tipos de viroides, virus RNA y virus DNA se han ido generando y combinando constantemente. De esta forma se han diversificado como entidades parasíticas de los organismos celulares con los que co-evolucionan, y además han podido *saltar* de una especie hospedadora a otra. Esto lo sabemos gracias a los datos obtenidos por secuenciación de genomas completos de múltiples especies celulares: todos muestran cómo se han ido integrando dentro de ellos diferentes tipos de virus, muchos de los cuales llevaban consigo genes de otros organismos previamente parasitados. Así, se considera que los virus han sido los principales vehículos implicados en la *transferencia horizontal de genes* entre diferentes especies a lo largo de toda la evolución, como mostraremos posteriormente.

¿Son seres vivos?

Según hemos visto, los virus y los viroides son entidades replicativas que evolucionan gracias a su interacción con las células a las que parasitan. Por tanto, podría decirse que *se comportan como* seres vivos cuando están infectando a las células. Sin embargo, difieren radicalmente de los organismos celulares en que carecen de metabolismo. Debido a ello no son autónomos y realmente sólo pueden mantenerse y evolucionar gracias a las células. Estas características contrapuestas ponen sobre la mesa una pregunta controvertida: ¿los virus y los viroides *son* seres vivos?

Si repasamos las definiciones de *vida* que recogíamos al comienzo de esta sección del libro, la necesaria integración entre compartimento, metabolismo y replicación (sobre lo que

profundizaremos en el siguiente capítulo) apoya que ni virus ni viroides puedan ser considerados como auténticos seres vivos.⁵ No obstante, algunos científicos, entre ellos Didier Raoult y Patrick Forterre, han planteado que los virus deberían sumarse a la lista de los seres vivos y que incluso los virus DNA podrían constituir un cuarto linaje, derivado de un ancestro común, en el árbol de la vida. Los principales datos en los que se apoyan para ello provienen del análisis de los largos y complejos genomas de DNA que poseen ciertas familias de virus que, como hemos comentado, infectan a amebas y otros protistas.

Sin embargo, el re-análisis de tales datos y su comparación con los genomas celulares, realizado principalmente por Eugene V. Koonin, Purificación López-García y David Moreira, han mostrado que los virus *no son monofiléticos*, es decir, no derivan de un ancestro común. Por el contrario, resultan claramente *polifiléticos*: el origen de cada familia es diferente, y no existe ningún gen compartido por todas ellas, ni siquiera entre los grupos de familias que tienen genoma de RNA (mayoritarias entre los virus que infectan a eucariotas) o de DNA (parásitos principalmente de bacterias y arqueas). Además, existen interesantes relaciones evolutivas entre los virus y otros elementos genéticos móviles como transposones, RNAs satélites y plásmidos. En cuanto a la presencia de un elevado número de genes similares a los celulares en algunos virus DNA de gran tamaño que infectan a protistas, tras la sorpresa inicial este hecho se ha podido explicar por adquisiciones de secuencias del hospedador mediante transferencia génica horizontal. Finalmente, las similitudes estructurales (no de secuencia) existentes entre las proteínas que constituyen las cápsides de algunas familias virales son atribuibles a casos de *convergencia evolutiva*: proteínas con distintos orígenes han podido adoptar estructuras similares para optimizar su auto-ensamblaje, formando un repertorio limitado de disposiciones icosaédricas o helicoidales.

Con todo ello, nuestro conocimiento actual apoya la idea de que los viroides y los virus no deberían ser considerados como seres vivos, aunque sí resultan agentes fundamentales en la evolución de la vida y en la configuración de nuestra biosfera. Por tanto, en el fondo la cuestión biológicamente relevante no es lo que los virus o los viroides *son*, sino lo que *hacen*. De hecho, los análisis genómicos muestran que ninguna especie celular de las que forman la biodiversidad actual (incluyendo, por supuesto, la nuestra) sería tal como la conocemos si su genoma no atesorara las huellas de una estrecha relación con sus parásitos genéticos, una co-evolución quizá tan larga como la propia historia de la vida en la Tierra.

Compartimento, metabolismo y replicación

Hemos visto que muchos datos apoyan la existencia de un Mundo RNA como etapa intermedia entre la química prebiótica y las primeras células, aunque este modelo presenta limitaciones y se enfrenta a varias cuestiones sin resolver. Además, debemos pensar en el *contexto* químico en el que el RNA podría estar trabajando, que sería probablemente un entorno heterogéneo con presencia de otras muchas moléculas interaccionando entre sí. En ese ambiente ¿la actividad del RNA se realizaría libremente, en el agua de los océanos o charcos primitivos, o bien estaría restringida a una zona compartimentada del medio de reacción?

Compartimentos para la vida

Los datos experimentales y diferentes modelos teóricos indican que, desde su origen, los seres vivos han estado compartimentados, es decir, confinados en una región relativamente pequeña del medio que los contenía. Gracias a ello se evitaba la dilución de sus biomoléculas y se garantizaba el mantenimiento de las interacciones químicas necesarias para la supervivencia del sistema.¹ Además, de esta forma la entidad individualizada podía exhibir un comportamiento muy diferente en su interior (en el cual la materia se ordenaba y por tanto la entropía descendía, a costa de un continuo consumo de energía) con respecto a su heterogéneo entorno. Con ello, el ser vivo podría mantenerse alejado del equilibrio termodinámico, que es la situación natural a la que están abocados los sistemas meramente químicos, como veremos posteriormente. Para que todo ello fuera posible, los organismos debían ser sistemas compartimentados pero *abiertos* desde el punto de vista termodinámico, es decir, con capacidad para intercambiar materia y energía con su entorno.

En uno de sus posibles caminos hacia la vida, la compartimentación de sistemas químicos de complejidad creciente pudo lograrse, según algunos autores, gracias a la existencia de microambientes diferenciados en la superficie o en el interior de determinados minerales y rocas, como ciertos sulfuros metálicos y arcillas. El primer modelo de micro-nichos minerales fue el *mundo de hierro y azufre* propuesto por Günter Wächtershäuser en 1988, asociado a las superficies bidimensionales de pirita (sulfuro de hierro) en entornos hidrotermales submarinos. En un escenario similar, William Martin y Mike Russell han planteado en 2003 otro sistema de cavidades o *alvéolos* minerales asociados a las chimeneas hidrotermales, con compartimentos tridimensionales formados por sulfuros de hierro y níquel. Ambos planteamientos están vinculados a un modelo de metabolismo primitivo basado en la extracción de energía de las rocas, por lo que volveremos a ellos en el siguiente capítulo. Una crítica que se hace a este tipo de compartimentos minerales para la vida es que no parecen permitir procesos de crecimiento o reproducción eficiente del sistema. Por ello, aunque quizá desempeñaron un papel prebiótico importante para la concentración de moléculas en entornos confinados, hasta el momento no resulta viable plantear procesos evolutivos a partir de ellos.

La posibilidad más coherente con la biología que conocemos es que los compartimentos de los sistemas proto-celulares estuvieran definidos por algún tipo de envoltura tridimensional orgánica. Desde el punto de vista químico, la opción más sencilla consiste en que tal envuelta la formaran moléculas anfifílicas que, como se comentó en el primer capítulo de esta sección del libro, poseen un extremo polar (o hidrofílico) y otro apolar (o hidrofóbico). En un medio acuoso, estas moléculas se auto-ensamblan espontáneamente formando micelas (disposiciones esféricas en las que los extremos hidrofílicos se orientan hacia el exterior) o láminas bidimensionales con estructura de *bicapa* (en la cual se exponen a la disolución los lados hidrófilos de cada una de las moléculas, confinando las zonas hidrofóbicas en el interior).

A su vez, en disolución acuosa las bicapas adquieren la disposición termodinámicamente más estable, cerrándose sobre sí mismas y formando vesículas generalmente esféricas o cilíndricas. Su

rango de tamaños es muy amplio, entre 0,03 y las 30 μm , y su topología puede ser variada: además de vesículas de membrana única, algunas están formadas por superposición de bicapas paralelas y otras vesículas grandes contienen en su interior varias más pequeñas. Lo más interesante es que cada vesícula puede encerrar distintos componentes de la disolución, con lo que se establece algo esencial para la vida: un sistema químico individualizado dentro del medio que lo contiene. Además, las membranas formadas por sustancias anfifílicas pueden ser *semi-permeables*, es decir, a través de ellas pueden difundir distintos tipos de moléculas pequeñas hacia el interior o hacia el exterior de la vesícula (lo que como veremos fue fundamental para el origen del metabolismo) pero resultan impermeables a las moléculas grandes o cargadas, como los biopolímeros. Entre las moléculas que deberían entrar en un sistema proto-celular a través de la membrana están los monómeros necesarios para la polimerización de los ácidos nucleicos y proteínas; por el contrario, atravesarían la membrana hacia fuera, entre otros, los productos de desecho del metabolismo.

¿Cuál sería la naturaleza química de las moléculas que formaron las primeras membranas? Como comentamos en el capítulo dedicado a la química prebiótica, lo más probable es que fueran compuestos como los ácidos grasos, alcoholes grasos y moléculas relacionadas, más simples que los lípidos presentes en las membranas celulares (que son principalmente fosfolípidos, glupolípidos y colesterol). Las vesículas formadas en la Tierra primitiva podrían estar compuestas por uno o más tipos de estas moléculas anfifílicas, y en ellas podrían insertarse péptidos de secuencia aleatoria o ciertas moléculas orgánicas pequeñas, lo que en ocasiones produciría un aumento de su permeabilidad. Pier Luigi Luisi, Deamer, Monnard y otros científicos han demostrado experimentalmente que este tipo de vesículas son entidades dinámicas que pueden fusionarse entre sí, como hacen las burbujas de jabón dentro del agua, con lo que se pone en contacto el contenido de su interior. Así, en el mundo prebiótico compartimentado sería posible desencadenar distintos tipos de reacciones a partir de conjuntos de moléculas que hasta ese momento habían seguido trayectorias químicas independientes, algo esencial en el camino hacia la vida.

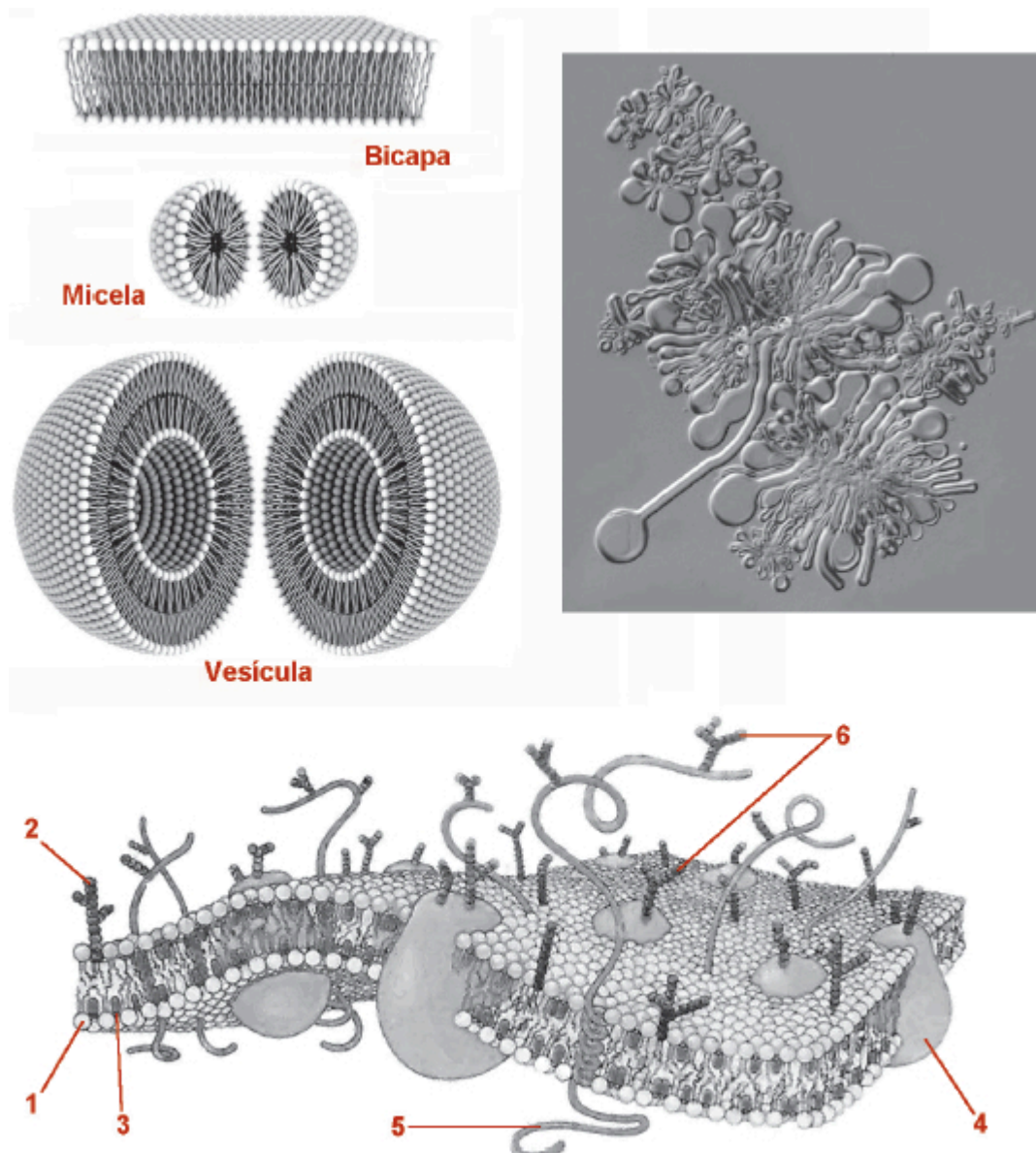


FIGURA 2.7. En un medio acuoso, los lípidos y otras moléculas anfifílicas forman espontáneamente estructuras en las que sus cabezas polares (e hidrofílicas) se exponen hacia el exterior y sus colas apolares (hidrofóbicas) hacia el interior: bicapas, micelas y vesículas (figuras tomadas de *Wikimedia Commons*). La imagen de microscopía óptica de la derecha muestra la variedad de morfologías que pueden adquirir las vesículas y estructuras tubulares formadas (en este caso, por fosfolípidos) en disolución acuosa. Fotografía reproducida (del artículo: Deamer, D.W. (2008).

“Origins of life: How leaky were primitive cells?” *Nature* 454: 37-38) con permiso de *Nature Publishing Group*. La ilustración inferior (obra de William Crochot y disponible en *Wikimedia Commons*) muestra el esquema de una membrana plasmática actual (en este caso, de una célula animal), con sus constituyentes principales: fosfolípidos (1), glucolípidos (2), moléculas de colesterol (3), y proteínas transmembrana globulares (4) o fibrosas (5), algunas de las cuales poseen cadenas de oligosacáridos (6) en el lado extracelular.

Además, el tamaño de las vesículas puede crecer por incorporación de otras moléculas anfifílicas presentes en el medio en forma de micelas, hasta llegar a un diámetro crítico en el cual la estabilidad se recupera dividiéndose en dos espontáneamente. Por tanto, la base fisicoquímica de la división proto-celular es muy sencilla y no requiere mecanismos catalizadores del proceso. Quizá por ello las vesículas triunfaron como sistema de compartimentación. Eso sí, el camino posterior que debió recorrerse hasta llegar a una auténtica *reproducción* de la proto-célula requirió la incorporación de varios mecanismos de control para que la división del compartimento quedara acoplada a la replicación del genoma, como se expondrá más adelante.

Las bases del metabolismo

Si algo caracteriza a los seres vivos es nuestra necesidad de alimentarnos. Así, la aparición de las primeras formas de vida requirió el establecimiento de un metabolismo básico que les permitiera

intercambiar materia y energía con su entorno. Desde el comienzo los procesos metabólicos debían estar *catalizados*, porque para acelerar las reacciones sustrato→producto y hacerlas compatibles con el tiempo en que los reactivos son viables antes de degradarse en el medio se requiere vencer la *energía de activación* necesaria. En el mundo prebiótico, los primeros catalizadores pudieron ser ciertos átomos metálicos y superficies minerales, así como moléculas orgánicas eventualmente disponibles y péptidos con secuencia aleatoria. Posteriormente, como se ha comentado, un repertorio más o menos amplio de ribozimas podría haber asumido el papel catalítico, hasta que la biosíntesis de proteínas iría revelando la extraordinaria capacidad de las enzimas para actuar como bio-catalizadores metabólicos.

Una vez que las enzimas proteicas tomaron el control, los genes que las codificaban pudieron comenzar a duplicarse y también a divergir entre sí gracias a la acumulación de mutaciones y otros cambios genéticos a lo largo de su secuencia. Con ello, a partir de un pequeño grupo inicial de enzimas, poco específicas y con gran versatilidad funcional, se iría formando un repertorio cada vez más amplio y con actividades catalíticas bien diferenciadas. Posteriormente, a través de procesos de tanteo y error, algunas enzimas comenzarían a trabajar de forma coordinada, formando las primeras *rutas metabólicas* con las que cada sustrato se iba transformando sucesivamente en diferentes metabolitos, hasta llegar a sintetizar productos útiles para el sistema. Tales rutas serían inicialmente muy poco eficientes, redundantes y en ocasiones más complejas de lo necesario. Y muchas de ellas se abandonarían total o parcialmente por su escaso rendimiento. Con el tiempo, la evolución iría optimizando cada enzima individual, las rutas formadas por ellas y su regulación. Como veremos en el capítulo siguiente, el metabolismo comparado de los organismos actuales nos permite extraer conclusiones sobre su origen y las trayectorias evolutivas seguidas en distintos linajes. Y ese análisis pone en evidencia que, en la fábrica del metabolismo, las cadenas de montaje no se han ido construyendo a partir de la elegancia de un diseño ingenieril, sino superponiendo soluciones propias del bricolaje y recurriendo a multitud de *parches* que funcionaban suficientemente bien como para seguir avanzando. En cualquier caso, de esta forma se fueron ensamblando las diferentes *redes metabólicas* que constituyen el metabolismo central y el secundario de las células.

Con todo, en el origen del metabolismo hay algo incluso más importante que el tipo de catalizadores utilizados o las interacciones establecidas entre ellos, y es la implicación de la membrana que delimitaba el compartimento en la producción de la energía necesaria para mover todas las cadenas de montaje. De hecho, la bioquímica nos muestra que las membranas son las auténticas protagonistas de las transformaciones bioenergéticas, es decir, constituyen la esencia del metabolismo. Este descubrimiento revolucionario se lo debemos al bioquímico Peter D. Mitchell, quien planteó su *teoría quimio-osmótica* en 1961. El acoplamiento entre compartimento y metabolismo puede parecer un asunto complicado, pero en realidad veremos que no lo es. En primer lugar, tenemos que imaginar una membrana biológica como una presa en el curso de un río: el agua puede saltar desde la zona embalsada hacia abajo convirtiendo su energía potencial en hidroeléctrica, pero no puede subir hasta el pantano a no ser que gastemos energía en bombearla hacia arriba. Es decir, el agua tiende a moverse desde donde su altura es mayor hacia donde es menor, algo evidente en nuestra experiencia cotidiana. Volviendo al ámbito de la química, se conoce como movimiento *a favor de gradiente* un proceso similar: el flujo de una sustancia a través de una membrana permeable a ella desde el lado en el que hay más moléculas por unidad de volumen (es decir, la sustancia está más concentrada) al lado donde hay menos (donde se encuentra más diluida). De hecho, en esta tendencia a igualar las concentraciones a ambos lados de una membrana se basan todas las aplicaciones médicas o tecnológicas que utilizan sistemas de diálisis. Pues bien, una vez establecidas las normas del juego podemos empezar la partida.

La membrana que define un compartimento puede mantener diferencias de concentración a ambos lados de ella para cualquier sustancia que por su tamaño o carga eléctrica no sea capaz de atravesarla libremente. Esto es especialmente relevante para ciertos cationes (átomos o moléculas que han perdido uno o más electrones, por lo que adquieren carga eléctrica positiva), como los protones (H^+) y el ión sodio (Na^+). Entonces decimos que la membrana mantiene *gradientes de potencial electroquímico* de esos iones: en concreto, en todas las células ambos cationes están más concentrados fuera que dentro del compartimento. Aumentar el gradiente supone sacar iones hacia fuera, donde ya tienen mayor concentración: moverlos en contra de su potencial requiere un gasto de energía y la acción de moléculas (en la biología actual, canales transmembrana acoplados a

enzimas) que muy gráficamente se denominan *bombas de protones* o *bombas de sodio*. Así se consigue aumentar la reserva de energía mantenida en forma de ese potencial electroquímico (en el símil anterior, incrementar mediante bombeo la cantidad de agua embalsada).

El punto clave está en que la membrana también debe poseer al menos otro sistema de transporte capaz de aprovechar esa energía potencial cuando sea necesario. La entrada de los iones a favor de gradiente usando tal sistema molecular produce una energía que en ese mismo momento se utiliza para la realización de distintos procesos celulares, por ejemplo el transporte de otra sustancia en contra de su gradiente, el movimiento de un flagelo, o uno más relevante: sintetizar una molécula que pueda actuar como *moneda energética* utilizable en los procesos biosintéticos del metabolismo (es decir, producir la energía que mueve las cadenas de montaje de las que hemos hablado).

Este último concepto resulta fundamental en la teoría quimio-osmótica de Mitchell, porque es el que permite acoplar la membrana y el metabolismo al convertir una forma de energía que sólo ciertos componentes de la membrana pueden usar (el potencial electroquímico) en otra que es utilizable por el metabolismo (la energía química). Pero, ¿qué quiere decir una *moneda energética*? Estas moléculas son compuestos orgánicos solubles en los que al menos uno de los enlaces químicos entre sus átomos es especialmente *rico en energía*, de forma que cuando se rompe de manera controlada por la maquinaria metabólica esa energía liberada se utiliza para formar un enlace necesario en la síntesis de otro compuesto. Es decir, el metabolismo *gasta* esa moneda en transformar un sustrato en un producto. Muy pocas moléculas son utilizables como monedas de curso legal en el mundo celular, y es interesante pensar en cuáles pudieron ser las primeras. En la década de 1960, Margareta Baltscheffsky propuso que ese papel lo pudo desempeñar inicialmente el anión pirofosfato ($\text{P}_2\text{O}_7^{4-}$, abreviado como PPi), pues es una molécula simple que puede romperse en dos grupos fosfato llamado *inorgánico* ($\text{PPi} \rightarrow \text{Pi} + \text{Pi}$) liberando energía. A finales del siglo pasado Christian de Duve planteó el modelo del *Mundo de los tioésteres*, en el cual moléculas que incluyen el grupo funcional $-\text{S}-\text{CO}-$ (presentes en todos los organismos actuales) podrían haber actuado como moneda energética primordial, en sistemas en los que la catálisis recaería en péptidos de secuencia aleatoria.

No obstante, todas las formas de vida que conocemos utilizan como principal moneda energética el trifosfato de adenosina (ATP, formado por tres grupos fosfato, ribosa y adenina), que precisamente es uno de los ribonucleótidos que, en su versión monofosfato, forman parte del RNA.² La universalidad en el uso del ATP sugiere que ésta fue la primera moneda que funcionó suficientemente bien para establecerse en los sistemas proto-celulares anteriores a LUCA. Pero, ¿por qué se escogió el ATP como la divisa que iba a regir la economía de la vida? No lo sabemos, aunque quizá tenga que ver con el hecho de que esta molécula ya se estaba utilizando como monómero para formar RNA. Y entre los distintos ribonucleótidos que podrían haberse escogido, pudo influir en su elección el hecho de que la adenina es más resistente que otras bases nitrogenadas a la degradación por radiación ultravioleta.

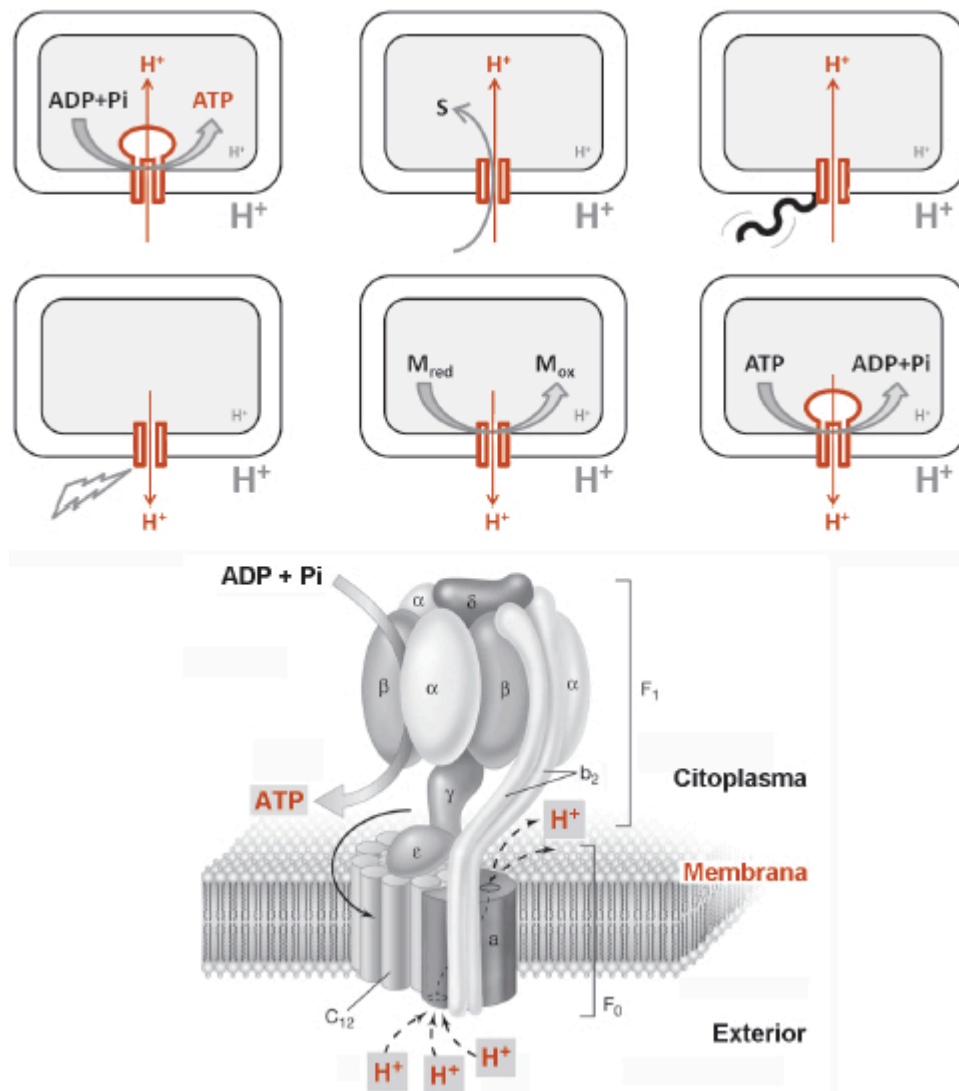


FIGURA 2.8. Las bases de la bioenergética y el metabolismo. El potencial electroquímico de protones se esquematiza con un símbolo H^+ de mayor tamaño en el exterior de las células, ya que allí la concentración de protones es mayor (y, por tanto, el pH es menor o más ácido) que en el interior celular. En el panel superior se muestran tres de las formas que se han desarrollado para utilizar dicho potencial electroquímico: sintetizar ATP gracias a la acción de una H^+ -ATPasa, transportar un nutriente u otra sustancia (S) al interior de la célula a través de un canal transmembrana, o mover el flagelo en el caso de algunos procariotas. Debajo se esquematizan tres mecanismos (comentados en el capítulo siguiente) para generar o aumentar el potencial electroquímico de protones, bombeándolos hacia el exterior: metabolismos fotosintéticos inducidos por la luz, metabolismos respiratorios en los que una molécula rica en energía o reducida (M_{red}) se oxida (M_{ox}), o bien el consumo de ATP utilizando una H^+ -ATPasa en sentido inverso al mostrado anteriormente. Figura elaborada por el autor. El esquema inferior muestra la gran complejidad estructural de la H^+ -ATPasa bacteriana (las de eucariotas son aún más complejas), formada por un dominio transmembrana (F_0) unido a otro catalítico (F_1), y cada uno de ellos con varias subunidades proteicas diferentes.

Lo que sí se conoce bien es cómo actúa generalmente el ATP cuando se utiliza como moneda energética: liberando el más exterior de sus grupos fosfato, con lo que se genera difosfato de adenosina y fosfato inorgánico ($ATP \rightarrow ADP + P_i$). Ese proceso ha de ser catalizado por enzimas específicas, ya que el ATP casi no se hidroliza espontáneamente (otra ventaja para su elección en el mundo prebiótico). La rotura de ese enlace produce energía (de hecho, más que en el caso del pirofosfato) utilizable en muchas reacciones del metabolismo. Por el contrario, la formación de ese enlace requiere (como Mitchell propuso) la energía aportada por la entrada de protones a favor de gradiente. A partir de LUCA, este proceso se ha realizado por un complejo enzimático transmembrana reversible denominado H^+ -ATP sintasa o H^+ -ATPasa, que probablemente fue precedido por algún canal molecular mucho más sencillo. La pregunta evidente que surge en este punto es: ¿qué forma o formas de energía *externa* utilizaron las primeras células para generar el gradiente electroquímico, luego convertido en ATP? Intentaremos responder a ello en el siguiente capítulo.

Desde que la teoría de Mitchell fue propuesta, se ha demostrado que tiene validez universal: se

cumple en todos los sistemas celulares, y también en los orgánulos eucarióticos especializados en la producción de energía (mitocondrias y cloroplastos). Dicho de otra forma, prácticamente todas las membranas de las bacterias, las arqueas y los eucariotas³ son transductoras de energía. Por tanto, la conversión de los gradientes de potencial electroquímico en energía química es algo tan definitorio de *toda* la vida que conocemos como la posesión de un genoma. Así, las proto-células (y posteriormente las células) no pueden considerarse como compartimentos definidos por una membrana y *con* catalizadores metabólicos en su interior, sino en realidad como lo contrario: sistemas dotados de un metabolismo *dependiente de* la membrana que define el compartimento y regula el tráfico de sustancias entre el exterior y el interior.

Por otra parte, la existencia de una membrana semipermeable conlleva una interesante paradoja: algo que es tan útil para el compartimento como mantener en su interior biopolímeros con carga eléctrica como los ácidos nucleicos, péptidos o proteínas, se convierte en un problema que se ha denominado *crisis osmótica* (o *efecto Donnan*, en honor a su descubridor). Para entenderlo debemos recordar que la *ósmosis* es un tipo particular de permeabilidad, que implica el movimiento no de la sustancia disuelta (llamada *soluta*) sino del propio disolvente. En este caso, consiste en el flujo de agua a través de la membrana desde el exterior (donde los polímeros biológicos están mucho menos concentrados) hacia el interior, pues la situación más estable sería que su concentración a ambos lados de la membrana fuera igual. En su infructuoso intento por igualar las concentraciones, el agua entraría constantemente en el compartimento... y si nada lo impidiera la presión interior llegaría a producir la rotura de la membrana, como un globo que explota si lo hinchamos demasiado.

Para evitar este serio inconveniente, la biología ha ido desarrollando diversas estrategias que se conocen bien en el ámbito de la fisiología. Pero estamos mirando hacia el origen: ¿cuál pudo ser el primer mecanismo que evitó la explosión de las proto-células y por tanto permitió que continuaran su camino hacia la vida? Se considera que la opción más sencilla es que el efecto Donnan se contrarrestara bombeando hacia fuera (por medio de canales proteicos) iones pequeños, que no podrían volver a entrar porque la bicapa de moléculas anfifílicas era impermeable a ellos. El mejor candidato para *salir* fue el catión sodio (Na^+), pues su concentración era alta en el agua del mundo prebiótico en que el compartimento se había formado, y por tanto también dentro de él. Así, la expulsión de una cierta proporción de ese catión tan abundante no comprometía la viabilidad de la proto-célula. Pero en biología ninguna solución es tan sencilla, y para contrarrestar la pérdida de Na^+ debía interiorizarse otro catión que fuera equivalente desde el punto de vista eléctrico y a la vez menos abundante en la proto-célula. La opción elegida fue el catión potasio (K^+), por lo que desde entonces hasta hoy el interior celular es más rico en K^+ (ión fundamental para la actividad de las proteínas y agregados moleculares como el ribosoma) y más pobre en Na^+ que el exterior.

Para que este equilibrio iónico se produjera tuvieron que operar sistemas activos de bombeo, probablemente similares a la H^+ -ATPasa de la que hemos hablado anteriormente, pero con una diferente especificidad por los cationes transportados. El hecho de que las ATPasas sean actualmente canales proteicos muy complejos obliga a pensar que las primeras proto-células tendrían equivalentes muchísimo más sencillos (y también menos eficientes), quizá formados sólo por péptidos que atravesarían la membrana permitiendo el paso de iones a través de ellos. De lo comentado en los últimos párrafos nos quedan dos ideas interesantes. La primera es que el movimiento controlado de cationes a través de la membrana evitó que las proto-células reventaran. Y la segunda es aún más sorprendente: las células actuales necesitan potasio en su interior para funcionar, porque los océanos de los que provienen contenían mucho sodio, como resultado de que la corteza continental formada hace 4.400 Ma era rica en este catión. No cabe duda de que datos como éste nos ponen en contacto con el planeta de cuya química provenimos.

Una vez acoplado el potencial de membrana a la producción de energía química, y ya resuelta la crisis osmótica, los sistemas compartimento-metabolismo eran suficientemente viables. A partir de ese momento, los transportadores transmembrana se irían haciendo más complejos y dotándose de mecanismos de control, incluyendo receptores específicos para moléculas extracelulares. En paralelo, la disponibilidad de energía permitió al metabolismo intracelular la construcción y acoplamiento de rutas *anabólicas* (de síntesis de moléculas a partir de otras más simples) y *catabólicas* (reacciones de degradación o rotura molecular). Entre las rutas de síntesis surgirían precisamente las responsables de construir los componentes de la propia membrana (moléculas anfifílicas y canales proteicos transmembrana), cerrando así el bucle de la interdependencia entre

compartimento y metabolismo.

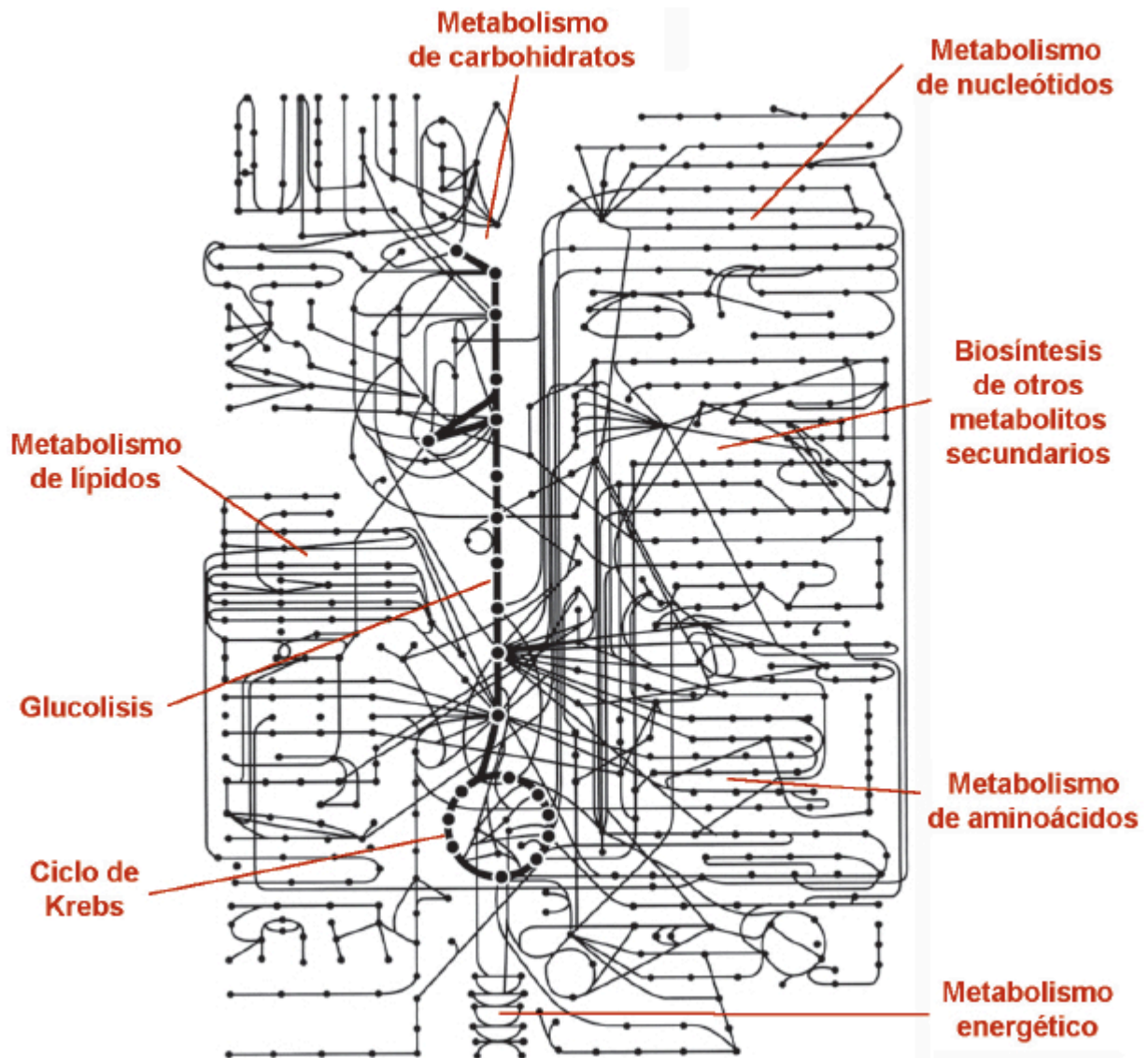


FIGURA 2.9. Esquema simplificado del metabolismo intermediario en el interior de una célula actual, que resulta muy similar para bacterias, arqueas y eucariotas (lo que indica que todas estas reacciones metabólicas acopladas ya funcionarían en LUCA). En esta red metabólica, cada nodo representa un metabolito y cada línea la enzima que cataliza la conversión de uno en otro. Aunque todo el conjunto está interconectado (y además el esquema real es mucho más complejo que el mostrado aquí) se ha señalado la posición aproximada de algunas rutas metabólicas significativas dentro del mapa. Entre ellas se resaltan con trazo grueso la glucolisis y el ciclo de Krebs (también llamado ciclo del ácido cítrico), que son las rutas centrales de todo el metabolismo celular. Imagen tomada de *Wikimedia Commons*.

Gracias a la conexión funcional entre la membrana y el metabolismo, se comenzó a establecer un continuo flujo de energía y de materia entre cada sistema vivo y su entorno. Con ello se promovería un movimiento de sustancias entre las distintas proto-células que convivieran en un ambiente concreto, algo imprescindible ya que cada sistema compartimentado sería ligeramente diferente de los demás y ninguno de ellos podría producir todas las moléculas que necesitaba. Además, sin mecanismos para la reutilización de ciertos compuestos químicos fundamentales se produciría, antes o después, una crisis en el sistema por agotamiento de los recursos disponibles. Por tanto, ya desde sus primeros pasos, los sistemas proto-celulares comenzaron a establecer ciertas *relaciones ecológicas* entre sí: el origen de la vida no sólo supuso el inicio de la evolución, sino también el de la ecología.

La integración compartimento/metabolismo/replicación

En el capítulo anterior y en los apartados previos de éste, hemos descrito las principales características que podrían tener las versiones más primitivas de las moléculas genéticas, los

compartimentos y el metabolismo. Pero las leyes de la física y la química imponen algo más: para que un sistema formado por tales componentes fuera viable, los tres tuvieron que acoplarse funcionalmente. Este asunto puede parecer más técnico pero resulta fundamental en el origen de la vida, por lo que intentaremos explicarlo en el presente apartado. Comencemos señalando que casi todos los sistemas meramente químicos acaban llegando a una situación de *equilibrio* entre sustratos y productos, dictada por la termodinámica de las reacciones implicadas. Y eso supone un punto sin retorno, el de máxima estabilidad del sistema, a partir del cual no hay posibilidad de evolución química. Por tanto, cualquier molécula auto-replicativa o sistema metabólico independiente (como los propuestos en los modelos reduccionistas de replicación temprana y metabolismo primitivo, respectivamente) no habría llegado muy lejos. Sin embargo, los seres vivos no tienden al equilibrio termodinámico sino, por el contrario, a mantenerse alejados de él. Esto es posible porque están consumiendo energía constantemente. De hecho, al basarse en la continua síntesis y transformación de sus componentes moleculares, estos peculiares sistemas químicos adquieren una *estabilidad cinética dinámica* (como la ha definido Addy Pross) que les permite construirse a sí mismos y reproducirse a pesar de no estar en su estado termodinámico más estable.

Por tanto, llegado este punto podríamos plantear el origen de la vida como el paso de una situación inicial en la que, dentro de un compartimento, un conjunto de moléculas se va haciendo progresivamente más complejo pero sigue sometido al *control termodinámico* (que rige su estabilidad y las interacciones entre ellas), a otra nueva etapa en la que la inter-dependencia funcional (dirigida por el genoma y ejecutada por el metabolismo) entre los componentes del conjunto permite generar mecanismos de *control cinético y espacial*, lo que conduce al sistema a su auto-reproducción y con ello a un futuro dominado por la evolución biológica. En este contexto, el origen de la vida sería un ejemplo de *fenómeno emergente*, en el que las interacciones establecidas en un sistema químico suficientemente complejo dieron lugar a otro sistema diferente, cuyas propiedades no eran predecibles a partir de las de sus constituyentes por separado: un ser vivo.

Como indicábamos en el capítulo introductorio de esta sección del libro, no sabemos si tal transición de la química a la biología, del control termodinámico al cinético, estuvo dominada por la necesidad o por el azar. Así, sería posible que el acoplamiento funcional entre replicación y compartimento/metabolismo hubiera sido la consecuencia inevitable de un sistema molecular que se había ido haciendo progresivamente más complejo o, por el contrario, pudieron ser interacciones casuales las que desencadenaron esa nueva forma de organización de la materia, de la que somos uno de sus herederos actuales. En cualquier caso, para la emergencia de los primeros sistemas biológicos plenamente viables y capaces de crecer exponencialmente fue necesario que se originasen y combinaran los tres componentes moleculares o *sub-sistemas* (empleando un término acuñado por Eörs Szathmáry) fundamentales, de los que hemos estado hablando hasta ahora: i) un compartimento capaz de diferenciar el ser vivo de su entorno, probablemente una vesícula formada por moléculas anfifílicas como ácidos grasos y posteriormente lípidos más complejos; ii) una maquinaria metabólica primitiva que catalizara la transformación de las moléculas en el interior de la proto-célula, además de garantizar el flujo de materia y energía entre ella y su entorno; iii) una molécula genética (probablemente de RNA) que mantuviera un registro de la información necesaria para reconstruir el sistema tras la reproducción del mismo.

En este contexto, los modelos del metabolismo primordial y de la replicación temprana no son tan incompatibles como sus partidarios se han esforzado en defender ya que, en un sistema compartimentado, un proto-metabolismo sin proteínas (quizá conteniendo péptidos cortos de secuencia aleatoria) pudo permitir el establecimiento de un Mundo RNA, que a su vez originaría (gracias a la actividad peptidiltransferasa) las proteínas con las que se pusieron en marcha las versiones *modernas* del metabolismo y del flujo de información genética. En cualquier caso, la investigación de los tres sub-sistemas ha generado durante las últimas décadas aproximaciones hacia el origen de la vida según las cuales compartimento (C), metabolismo (M) y replicación (R) aparecieron siguiendo secuencias del tipo $C \rightarrow CM \rightarrow CMR$, $C \rightarrow CR \rightarrow CRM$, $R \rightarrow RC \rightarrow RCM$ u otras variantes.

Para hacer la cuestión aún más interesante, en la biología actual se requiere la acción de proteínas para sintetizar los lípidos que forman las membranas celulares, lo que sugiere que en el contexto precelular sería probablemente alguna ribozima codificada en el genoma de RNA la que formaría las correspondientes moléculas anfifílicas a partir de precursores disponibles en el medio intracelular. Esto habría permitido la *toma de control* por parte del genoma en la construcción del

compartimento, con lo que la replicación de la molécula informativa (que atesora *los planos del sistema*, como le gustaba decir a Christian de Duve) y la reproducción del sistema en su conjunto habrían quedado definitivamente acopladas.

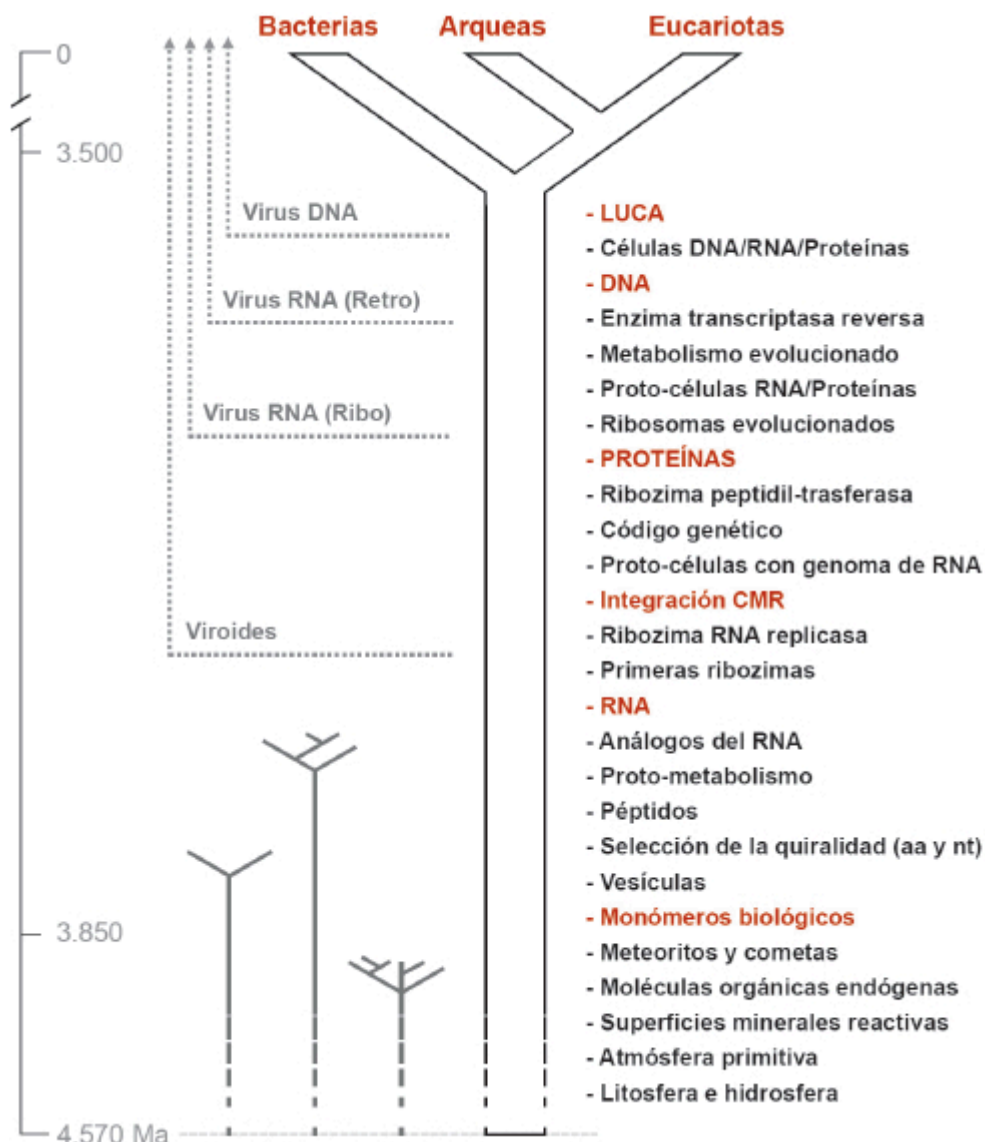


FIGURA 2.10. Principales etapas producidas desde la formación de la Tierra hasta la aparición de LUCA, a lo largo del tronco común del árbol de la vida. Se muestran de forma esquemática y lineal las fases sobre las que existe más consenso científico (ver detalles en el texto y en la Figura 2.4), aunque el orden de algunas de ellas podría invertirse y varios de estos procesos probablemente se produjeron de forma simultánea. Se señalan en rojo algunas etapas fundamentales, entre ellas la integración funcional entre compartimento, metabolismo y replicación (CMR), que puede considerarse como el punto de partida de la evolución biológica. A la izquierda se muestran las etapas en las que quizá aparecieron los primeros viroides, virus con genoma de RNA (ribovirus y retrovirus, es decir, sin y con actividad transcriptasa reversa) y virus DNA. Desde entonces, los virus y otros elementos genéticos móviles han sido fundamentales en la evolución celular, como vehículos de transferencia horizontal de genes (ver capítulo 5 de esta sección). Tres árboles más pequeños, que se interrumpen en distintos momentos, sugieren que la vida pudo originarse y diversificarse varias veces y en entornos diferentes, aunque sólo conocemos la que evolucionó a partir de LUCA. Figura elaborada por el autor.

A lo largo de los procesos de integración que hemos ido repasando, sin duda se debieron producir muchos intentos fallidos de generar entidades vivas plenamente funcionales. Pero no tenemos constancia de cuántos pudieron ser esos *orígenes frustrados* de la vida, ya que toda la biodiversidad que nos rodea es el resultado del único *experimento* que funcionó suficientemente bien como para establecer y mantener, desde hace más de 3.500 Ma, una colonia de seres vivos en el planeta Tierra.

La visión integradora sobre el origen de la vida, planteada entre otros por Eschenmoser y Pross, tiene una de sus fuentes de inspiración en la disciplina denominada *química de sistemas*.⁴ Este campo ha recogido las ideas seminales de Tibor Gánti, quien en 1971 estableció en su *modelo del chemotón* una aproximación teórica hacia la vida como un conjunto de ciclos auto-catalíticos de transformación química con potencial para acoplarse entre sí. La química de sistemas experimental, promovida recientemente por científicos como Günter von Kiedrowski o Sijbren Otto, podría definirse como el estudio del comportamiento dinámico que puede emerger a partir de mezclas heterogéneas de moléculas, por lo general en condiciones alejadas del equilibrio termodinámico. Por tanto, se trata de un marco formal y experimental óptimo para estudiar la química que caracteriza a los seres vivos.

Durante los últimos años distintos autores, entre ellos Szostak, hemos favorecido la idea de una química prebiótica en medios suficientemente heterogéneos que permitieran la co-evolución de los tres sub-sistemas (C, M y R) hasta llegar a formar las primeras células plenamente viables. Las pruebas a favor de esa inter-conexión muestran que algunos aminoácidos pueden intervenir en la síntesis de azúcares, que ciertos aldehídos catalizan la formación de aminoácidos y de bases nitrogenadas, que la presencia de dipéptidos facilita la polimerización de nucleótidos, o que existen catalizadores inorgánicos como la montmorillonita que intervienen activamente en diversos procesos de síntesis de monómeros y polímeros.

Así, en lugar de plantear rutas aisladas y lineales para originar una u otra biomolécula (como ha hecho la química prebiótica tradicional), la visión que proponemos imagina la Tierra primitiva como un gran reactor químico en cuyas aguas *turbias* y heterogéneas un repertorio de moléculas sencillas podrían combinarse entre sí formando ciclos de reacciones y dando lugar a una química muy variada. Siguiendo la propuesta de Darwin, probablemente habría *pequeños charcos* (templados, o a distintas temperaturas), con barro en el fondo y agua turbia de distinta composición que contendría partículas de minerales o rocas en suspensión, así como ácidos grasos u otras sustancias capaces de formar interfases reactivas y vesículas de distintos tipos. En estos entornos se generarían *simultáneamente* las primeras versiones de los subsistemas C, M y R, que se acoplarían entre sí originando entidades proto-celulares. El escenario de esta *química de sistemas prebiótica* resulta conceptual y experimentalmente más complejo⁵ que el tradicional, pero al ser menos reduccionista lo consideramos cercano a lo que *pudo ocurrir* en la infancia de nuestro planeta. Por tanto, el reto consiste en plantear ese tipo de *redes* de reacciones biosintéticas, teniendo en cuenta las restricciones geofísicas y geoquímicas presentes en la Tierra primitiva.

En este sentido, es destacable la investigación realizada en dos escenarios heterogéneos que han permitido la síntesis simultánea de varios monómeros y polímeros. El primero de ellos lo constituyen los aerosoles acuosos que se forman a partir de una interfase aire-agua (donde, desde los trabajos pioneros de Dinesh O. Shah, se ha demostrado que las moléculas orgánicas se concentran), cuando un mecanismo físico impulsa la presencia de gotas en la atmósfera: viento, olas, ondas de choque o burbujeo en zonas volcánicas. En estas condiciones, que resultan plausibles en la Tierra primitiva, algunas reacciones se favorecen con respecto al medio acuoso, especialmente la formación de moléculas polares como ácidos di- y tricarbónicos, además de aminoácidos y bases nitrogenadas, tal como ha demostrado Marta Ruiz-Bermejo. En dichos experimentos también se producen fracciones macromoleculares que podrían resultar precursoras de péptidos o ácidos nucleicos.

El segundo escenario implica ciclos de congelación-fusión, ya que cuando las disoluciones acuosas se congelan el soluto queda excluido de la fase congelada y se forman fases salinas muy concentradas en él. Además, tales ciclos generan elevadas presiones y gradientes eléctricos, por lo que se convierten en mecanismos catalizadores muy eficaces, como hemos comentado para la formación de péptidos y de RNA. Así, por ejemplo, César Menor ha demostrado experimentalmente que la presencia en estos sistemas de precursores adecuados produce hidrocarburos aromáticos policíclicos y una considerable diversidad en heterociclos nitrogenados, entre otras moléculas. Procesos de este tipo podrían haberse dado en algunos entornos y/o épocas del año en la Tierra primitiva, así como en los núcleos de cometas y en satélites con cubierta de hielo como Europa o Encélado.

Por otra parte, dentro del planteamiento de la química de sistemas prebiótica también es destacable la capacidad del HCN para formar distintos tipos de polímeros, como ya describió Louis Proust en 1808. La polimerización de HCN se puede producir en condiciones experimentales

similares a las que creemos presentes en la Tierra primitiva. Dado que, como se demostró desde los trabajos pioneros de Miller y de Oró, el HCN es también un buen punto de partida en la síntesis de distintos biomonomeros, en la actualidad varios laboratorios estudian si los polímeros de HCN podrían ser precursores tanto de péptidos como de moléculas análogas a los ácidos nucleicos, ocupando así una posición clave en el origen del metabolismo (como ha propuesto Eschenmoser) y de las biomoléculas informativas.

En relación con las capacidades biosintéticas del HCN, en 2015 se ha dado un paso importante gracias al trabajo de Sutherland, quien (como vimos) ya había planteado en 2009 un sistema experimental mucho más eficiente que el tradicional para el origen de los ribonucleótidos. Siguiendo con aproximaciones basadas en la química de sistemas, su laboratorio ha descrito la síntesis de los monómeros fundamentales para los tres sub-sistemas de los seres vivos (ribonucleótidos, aminoácidos y precursores de lípidos) a partir de disoluciones que contienen dos moléculas muy sencillas y probablemente presentes en una Tierra primitiva bombardeada por meteoritos: HCN y H₂S. Empleando distintas condiciones experimentales se puede formar una notable variedad de compuestos (en torno a 50), con rendimientos mayores que en los experimentos de Miller. En esta aproximación el HCN, que aporta los átomos de carbono y nitrógeno necesarios para todas las rutas biosintéticas, se habría originado como consecuencia de los frecuentes impactos de meteoritos (de tipo condrita carbonácea) en los que la alta temperatura generada promovió la interacción entre el carbono presente en el meteorito y el nitrógeno atmosférico. A continuación, el HCN producido pudo ser capturado por disoluciones acuosas que contuvieran iones de hierro (endógenos o, a su vez, aportados por meteoritos metálicos). En este modelo, el H₂S también pudo producirse por interacción del HCN en disolución con ciertos sulfuros metálicos, como los de hierro o cobre, aunque otros autores lo proponen como un producto típico de las emanaciones volcánicas abundantes en nuestro planeta.

Este escenario asociado a impactos de meteoritos favorece claramente la mezcla de ingredientes endógenos y extraterrestres en la sopa primitiva, y se ha denominado modelo de *química prebiótica ciano-sulfhídrica*. En él intervienen, además de las dos moléculas protagonistas, grupos fosfato (que según esta hipótesis pudieron provenir de minerales ricos en fósforo presentes como inclusiones en los meteoritos de hierro-níquel), superficies minerales con especies metálicas catalizadoras, y la radiación ultravioleta que el Sol aportaba a la Tierra primitiva. Sutherland muestra que las reacciones necesarias para formar los tres tipos de monómeros pudieron ocurrir simultáneamente, en lugar de secuencialmente como se había asumido hasta ahora. No obstante reconoce que, al utilizarse en cada ruta biosintética distintas condiciones y catalizadores metálicos, el proceso global habría sido más eficiente si aminoácidos, nucleótidos y precursores de lípidos se hubieran sintetizado en entornos acuosos distintos aunque cercanos. Tales reacciones podrían haber ocurrido en diferentes zonas encharcadas dentro de uno o varios cráteres de impacto meteorítico, de forma que posteriormente se podrían haber mezclado todas ellas, por ejemplo gracias a la lluvia. Así, al ponerse en contacto todos los compuestos producidos (en un lugar que sería la versión optimizada del pequeño charco de agua templada propuesto por Darwin) podrían comenzar a formarse los polímeros o agregados correspondientes, para después interaccionar entre sí hasta generar el primer *sistema CMR*. Como indicábamos en el capítulo anterior, sin duda un fondo arcilloso de montmorillonita en ese charco sería de gran ayuda para los procesos de polimerización y de formación de vesículas.

Con todo, estamos ante un planteamiento muy sugerente, pero que deja muchas cuestiones sin resolver, entre ellas si es probable que imputaran distintos tipos de meteoritos en un mismo escenario, qué concentraciones de HCN y H₂S pudieron producirse, o cómo llegaron a converger y acoplarse las diferentes reacciones. Por otra parte, en los procesos que plantea Sutherland no se produce ningún tipo de ciclo auto-catalítico, ni realmente se propone un sistema metabólico. Todo esto será sin duda analizado y desarrollado durante los próximos años. En cualquier caso, la demostración experimental de que tal química es posible no indicaría que ése *fue* el mecanismo producido en el mundo precelular. Nunca podremos saber si nuestro origen está en los aerosoles, en bloques de hielo sumergidos en el agua o en un cráter de impacto encharcado. Pero poco a poco avanzamos en la línea de lo indicado al comienzo de esta segunda sección: se van poniendo sobre la mesa ejemplos realistas de *lo que pudo ocurrir* en el origen de la vida.

En el esfuerzo por integrar compartimento, metabolismo y genoma, otra de las aproximaciones proviene de un campo en apariencia muy alejado del anterior: el de la *biología sintética*. Éste es uno de los ámbitos de investigación más activos en la actualidad: deriva de la ingeniería genética iniciada en la década de 1970 y se ha enriquecido desde entonces con los avances en química orgánica, biología molecular, biotecnología, biología de sistemas y nanotecnología. Su objetivo general es la modificación genética de los organismos existentes para que puedan sintetizar alguna sustancia de interés para los humanos, o para paliar un daño ambiental previamente producido por nuestra especie. Así, por ejemplo, se obtienen organismos modificados capaces de sintetizar un nuevo antibiótico o fármaco antitumoral, degradar un compuesto tóxico liberado al medio ambiente, o bio-capturar dióxido de carbono con mayor eficiencia que la variante natural. En este ámbito también destacan los estudios que han logrado ensamblar en el laboratorio genomas de microorganismos (virus, bacterias o levaduras) a partir de fragmentos de los mismos, y los que han permitido insertar el genoma ensamblado de una especie bacteriana en otra relacionada, a la que previamente se había extraído el suyo.

En su versión más ambiciosa, que en ocasiones se diferencia de la anterior con la denominación de *vida sintética*, los investigadores buscan el diseño y construcción de sistemas biológicos claramente *diferentes de los naturales* por medio de una química o bioquímica alternativas. En cierta medida, este ámbito científico tiene como motivación la famosa frase del físico Richard P. Feynman: «Aquello que no puedo crear, no lo comprendo». Las aún escasas líneas de trabajo que pretenden sintetizar vida *de novo* en el laboratorio tienen un evidente interés tecnológico y, lógicamente, plantean interrogantes desde el punto de vista de la bioética. Pero, en el contexto de este libro, también poseen gran interés para la investigación sobre el origen de la vida, pues pueden mostrar estrategias que permitan llegar a construir proto-células artificiales ensamblando (sucesiva o simultáneamente) los tres subsistemas de los que hemos hablado. Dentro de este planteamiento resultan muy relevantes las aproximaciones que desde hace más de una década están llevando a cabo Luisi, Tetsuya Yomo y, sobre todo, un científico del que ya hemos hablado en diversos momentos de este libro: Szostak. Por ejemplo, en el laboratorio de este último han introducido polímeros genéticos (RNA, DNA o ácidos nucleicos artificiales) en vesículas auto-ensambladas a partir de ácidos grasos, dando como resultado proto-células que son capaces de crecer y dividirse.

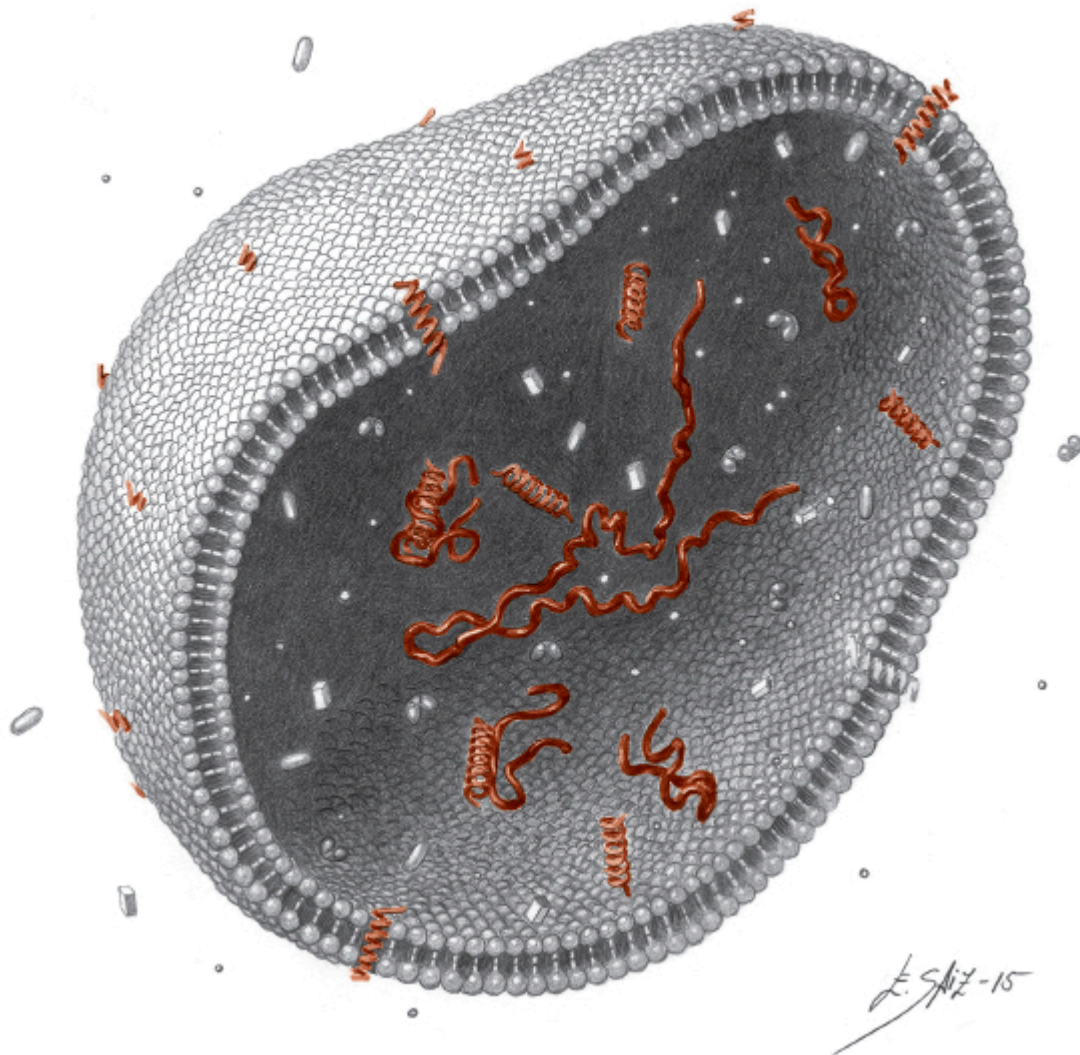


FIGURA 2.11. Recreación artística de una proto-célula experimental, similar a algunas de las que se están diseñando y sintetizando en los laboratorios. En este ejemplo, la membrana está formada por ácidos grasos y en ella se han insertado péptidos (esquematizados como pequeñas hélices de tono rosado) que podrían funcionar como sistemas de transporte de sustancias. En el interior se encuentra el genoma de la proto-célula: una molécula relativamente larga de RNA dibujada como una cinta de color rojo. Otras moléculas más cortas de RNA, algunas de ellas formando complejos con péptidos, funcionarían como ribozimas con diferentes capacidades catalíticas. El medio acuoso interior y exterior también contiene distintos compuestos orgánicos e inorgánicos. © Eduardo Saiz Alonso.

En la actualidad, tanto Szostak como otros investigadores están avanzando en algo aún más difícil: intentar dotar a las proto-células construidas de la capacidad para ser metabólicamente viables y llegar a auto-reproducirse. Esto supondría sintetizar entidades con capacidad de evolucionar, que podríamos considerar como algo ya muy parecido a los seres vivos. Tales avances están fuertemente limitados por el hecho de que la ciencia aún sabe muy poco sobre el *comportamiento conjunto* de cualquier sistema vivo, pues incluso los aparentemente más sencillos están formados por un elevadísimo número de moléculas y agregados diferentes, que interaccionan entre sí constantemente y de manera dinámica, dentro del complejo equilibrio cinético en el que viven. Por tanto, es evidente que la *creación de vida artificial* resulta hoy en día un reto inabordable tanto por el escaso conocimiento que tenemos de la biología como por la aún limitada tecnología disponible. Pero se está avanzando muy rápidamente y quizá en el futuro esto se consiga. Si es así, como se indicaba al comienzo de esta sección del libro, ya que no podemos descubrir el origen de la vida al menos se habría logrado re-inventarlo. En cualquier caso, suponiendo que algún grupo de científicos lograra alcanzar esa meta, nada más cruzar la cinta de llegada se preguntarían algo que ya hemos comentado previamente: ¿realmente la naturaleza lo hizo así?

De las primeras células a LUCA

Como se ha expuesto en los capítulos anteriores, el acoplamiento de compartimento, metabolismo y genoma permitió la aparición de los primeros sistemas con todas las características necesarias para ser considerados seres vivos. Así se iniciaba el camino hacia la formación de las primeras células propiamente dichas.

Hacia el Mundo DNA/RNA/proteínas

De acuerdo con la versión actualizada del modelo del Mundo RNA, suponemos que las primeras proto-células viables estarían formadas por membranas transductoras de energía que contendrían distintas biomoléculas: monómeros variados, péptidos intracelulares y transmembrana, catalizadores orgánicos e inorgánicos, y además moléculas de RNA de decenas a cientos de nucleótidos de longitud con capacidades tanto informativas como catalíticas. A partir de esa etapa, ribozimas con actividad RNA ligasa podrían haber promovido el ensamblaje modular de un genoma de RNA progresivamente más largo, que sería replicado (cometiendo muchos errores de copia) por ribozimas RNA polimerasas contenidas en el propio genoma. Como se ha indicado, la replicación del genoma tendría que acoplarse a la reproducción del compartimento, de forma que las proto-células constituyeran auténticos sistemas evolutivos.

En paralelo, la evolución desde ribozimas peptidil-transferasa a ribosomas (comentada en el capítulo 4) iría optimizando el proceso de traducción de la información mantenida en el genoma de las protocélulas. Con ello se biosintetizarían diferentes proteínas, la mayor parte de las cuales serían probablemente no funcionales. Pero otras sí tendrían capacidades que permitieran mejorar la viabilidad del sistema, por ejemplo optimizando los canales transmembrana necesarios para la generación y aprovechamiento de los gradientes electroquímicos, o bien uniéndose a los proto-ribosomas y refinando su actividad. Así, las proto-células cuyo repertorio de ribozimas y proteínas fuese más eficiente en ese ambiente serían seleccionadas evolutivamente, y su genoma tendría continuidad en una progenie con capacidad para expandirse exponencialmente.

A partir de esa etapa se iría intensificando la transición hacia sistemas en que las actividades catalíticas y de transporte de sustancias a través de membrana recaerían fundamentalmente en las proteínas. Así se construirían ciclos metabólicos progresivamente más complejos, catalizados por enzimas codificadas en un genoma de RNA cada vez más largo (gracias, en parte, a la transferencia génica horizontal mediada por virus RNA) y traducidas por ribosomas de eficiencia creciente. Entre las rutas metabólicas que irían surgiendo aparecieron las reacciones de reducción de ribonucleótidos a desoxirribonucleótidos, los monómeros de un ácido nucleico que habría de cambiar la historia de los seres vivos: el DNA. Paralelamente, en algún momento se sintetizó una enzima con actividad retrotranscriptasa similar a la de los retrovirus actuales que, utilizando los desoxirribonucleótidos ya disponibles, permitió la transferencia al DNA de la información genética que hasta entonces se había ido optimizando en los genomas de RNA. A diferencia del RNA, el DNA probablemente carecía de actividades catalíticas pero resultaba un sistema mucho más adecuado para almacenar información genética, debido a la mayor estabilidad química otorgada por su estructura en doble hélice.

Esto condujo al establecimiento de un nuevo Mundo DNA/RNA/ proteínas, con funciones cada vez más claramente diferenciadas entre estos tres biopolímeros. Así, el DNA se convirtió en un archivo óptimo para la información genética, y las proteínas en las responsables de casi todas las funciones estructurales y catalíticas de la proto-célula. El RNA tuvo que aprender a vivir como un rey destronado: hasta poco antes había sido el garante de la continuidad evolutiva de los sistemas vivos, pero una revolución alentada por sus herederos le relegaba al papel de mero intermediario en el flujo de información genética. No obstante los ribosomas, algunas ribozimas y su papel en la

regulación de la transcripción quedarían para la historia como testigos de la extraordinaria capacidad funcional del RNA, la macromolécula clave en el origen de la vida.

La evolución posterior de sistemas DNA/RNA/proteínas, progresivamente más eficientes, fue paralela al crecimiento gradual del tamaño y complejidad de los genomas de DNA, así como al refinamiento de los mecanismos de regulación en el flujo de información genética. Se ha postulado que los primeros genomas de DNA podrían haber sido moléculas circulares muy pequeñas, que fueron creciendo principalmente gracias a la duplicación de genes. Según algunos modelos computacionales, de esta forma sería posible originar un genoma complejo de en torno a 10 millones de nucleótidos en tan sólo 7 Ma. Además, se producirían con frecuencia eventos de recombinación o intercambio de fragmentos génicos entre distintas zonas de un genoma, e incluso entre genomas de células diferentes a través de procesos de transferencia génica horizontal (muchos de ellos mediados por virus). La recombinación genética, que sigue siendo muy frecuente en la actualidad, tiene la ventaja de promover una evolución de los genomas mucho más rápida que por acumulación gradual de mutaciones. Así, quizá pocos millones de años después de formarse las primeras células DNA/RNA/proteínas, sus genomas ya podrían estar listos para propagar la información genética que iba a necesitarse en las largas trayectorias evolutivas que se abrían ante ellas.

Los primeros metabolismos

En el capítulo anterior mostramos las principales cuestiones fisicoquímicas que están en la base de los procesos metabólicos, dejando planteada una pregunta importante: ¿qué tipo de metabolismo pudieron tener las primeras células? Como se comentó, la forma primaria de almacenamiento de energía es el potencial electroquímico de protones a través de la membrana, que posteriormente se puede utilizar por la célula para transportar nutrientes en contra de su gradiente de concentración (es decir, de fuera hacia dentro), para generar calor o movimiento, o para producir ATP gracias a la acción de una H^+ -ATPasa. Por tanto, la pregunta precisa sería: ¿qué fuentes de energía externa permiten a una célula producir el potencial electroquímico de protones?

La vida sólo utiliza dos fuentes de energía: la radiación electromagnética que nos llega desde nuestra estrella, o la que se puede extraer de ciertos compuestos químicos. En el primer caso, llamamos *fotótrofos* a los organismos capaces de emplear la luz del Sol como fuente de energía, mediante procesos de fotosíntesis.¹ Por su parte, se denomina *quimiótrofos* a los seres vivos que utilizan moléculas (orgánicas o inorgánicas) ricas en energía, empleando distintas rutas metabólicas de las que hablaremos más adelante. Pero además de una *fuentes de energía*, el metabolismo requiere dos tipos de compuestos químicos para funcionar: *moléculas reducidas* o ricas en electrones (que los transferirán a la maquinaria metabólica durante el proceso) y *moléculas orgánicas* (sustratos para construir las biomoléculas del ser vivo). Como moléculas reducidas se pueden utilizar compuestos inorgánicos (entre otros H_2O , H_2S , H_2 o el catión Fe^{2+} de la pirita, como hacen los organismos *litótrofos*) u orgánicos (por ejemplo, la glucosa o los aminoácidos, estrategia seguida por los *organótrofos*). Finalmente, en cuanto a la fuente de carbono, los organismos pueden ser *autótrofos* (si lo consiguen fijando el carbono inorgánico del CO_2 presente en la atmósfera o disuelto en el agua), *heterótrofos* (si lo obtienen a partir de compuestos orgánicos producidos previamente por otros organismos, o bien, en la Tierra primitiva, aportados por meteoritos o cometas) o *mixótrofos* (si pueden conseguirlo de una u otra fuente).

Combinando estas tres variables, la denominación global de cada tipo de metabolismo se realiza uniendo los prefijos correspondientes, lo que origina nombres inequívocos aunque algo complicados. De las doce combinaciones posibles, actualmente se conocen cinco grupos de metabolismos: *foto-lito-autótrofos* (como las bacterias fotosintéticas anoxigénicas, cianobacterias, algas y plantas), *foto-organo-heterótrofos* (por ejemplo, las denominadas bacterias púrpura no del azufre), *quimio-lito-autótrofos* (entre ellos, las bacterias oxidadoras del azufre y la mayor parte de las arqueas hipertermófilas), *quimio-litoheterótrofos* (como algunas especies del género *Nitrobacter*), y por último *quimio-organo-heterótrofos* (entre ellos los animales, los hongos y la mayor parte de las bacterias y arqueas).

Una vez repasados brevemente los metabolismos que exhiben los seres vivos actuales, podemos plantear una de las discrepancias más interesantes en el ámbito del origen de la vida: si los primeros seres vivos fueron *autótrofos* (con sistemas de obtención de energía basados en la fotosíntesis o en la oxidación de determinados componentes de los minerales) o *heterótrofos* (con un metabolismo fermentativo o respiratorio² que oxidaba compuestos orgánicos presentes en el medio). Ambas opciones presentan ventajas e inconvenientes: un origen autotrófico requiere un entorno químico sencillo pero un metabolismo complejo en el caso de la fotosíntesis (pues la maquinaria molecular para realizarla es muy complicada), mientras que el origen heterotrófico implica una química prebiótica más compleja (que proporcione las moléculas orgánicas utilizables como alimento) pero un metabolismo más sencillo en el caso de la fermentación.

Oparin y Haldane apoyaron la idea de un origen heterotrófico basado en la fermentación, pues les parecía imposible que a partir de las moléculas presentes en la Tierra primitiva se formara *de novo* un metabolismo autotrófico tan complejo como el fotosintético (la única forma de fijar CO₂ conocida en su época) siguiendo una evolución gradual como la propuesta por Darwin. Desde entonces, otros partidarios del origen heterotrófico han apoyado, por su mayor simplicidad, metabolismos fermentativos frente a los respiratorios.

Sin embargo, el descubrimiento a mediados del siglo xx de los sistemas hidrotermales submarinos puso las bases para formular un origen metabólico radicalmente diferente. En la década de 1980 Wächtershäuser propuso la hipótesis del *mundo de hierro y azufre* asociado a estas surgencias hidrotermales, similares a las que probablemente abundarían en la Tierra primitiva. En ese escenario el sulfuro de hierro (FeS) se combina con el ácido sulfhídrico (H₂S) producido por el vulcanismo y forma pirita (FeS₂), en una reacción que libera importantes cantidades de hidrógeno (H₂). A continuación, los compuestos orgánicos se formarían autotróficamente por combinación de ese hidrógeno con el CO₂ o el CO disuelto en el agua. Así, los primeros seres vivos serían, según su hipótesis, no entidades celulares sino un cierto tipo de organismos de superficie no compartimentados, que en teoría podrían reproducirse ocupando huecos vacantes en dichas estructuras minerales, donde establecerían ciclos autocatalíticos de fijación de CO₂ y producción de materia orgánica. Con ello, Wächtershäuser proponía la opción reduccionista opuesta a la de los *genes primitivos* defendida por Muller dos décadas antes (de la que hablamos en el capítulo 3): un *metabolismo temprano* anterior no sólo al material genético sino incluso a los compartimentos basados en membranas. Se ha demostrado experimentalmente que este tipo de ciclos autocatalíticos asociados a la formación de pirita sí permiten sintetizar compuestos orgánicos e incluso fijar NH₃, aunque el repertorio de moléculas formadas es muy inferior al obtenido por Miller u Oró. En paralelo, el descubrimiento de microorganismos quimiolitautótrofos capaces de extraer energía y poder reductor de ciertos minerales apoyó la posibilidad de un origen autotrófico de la vida.

En este contexto, un dato relevante que merece la pena recordar es que la abundancia relativa de los isótopos de carbono presentes en rocas sedimentarias con una antigüedad de 3.800 Ma encontradas en Isua, Groenlandia, podría indicar un sistema *biológico* de fijación de CO₂ ya desarrollado. Varios autores consideran demasiado *pronto* esa época para la existencia de seres vivos con capacidad de capturar CO₂ atmosférico mediante fotosíntesis, pero sí podría ser compatible con un origen basado en quimiolitautotrofia. Como veremos a continuación, 300 Ma después probablemente ya existían células en nuestro planeta, aunque el metabolismo que utilizaban es una incógnita.

Para concluir este apartado cabe destacar que, dada la gran variedad de escenarios y microambientes que podrían coexistir en la Tierra primitiva, no se debería excluir la posibilidad de que diferentes tipos de células hubieran explorado simultáneamente, con mayor o menor éxito, las múltiples opciones de aprovechamiento metabólico que les ofrecía nuestro joven planeta.

LUCA, el antepasado común

Si fuera posible trazar las relaciones evolutivas entre todas las especies que constituyen la biodiversidad actual, comprobaríamos que compartimos un ancestro común, surgido de la única línea evolutiva superviviente del proceso de diversificación iniciado en el mundo celular anterior. A ese ancestro, que según vimos ya había sido postulado por Darwin en 1859, lo conocemos como LUCA o cenancestro. Como comentaremos en el siguiente capítulo, las técnicas de filogenia

molecular desarrolladas desde la década de 1970 han permitido corroborar que LUCA realmente existió.

Nunca podremos conocer en detalle cómo era este antepasado común porque carecemos de evidencias directas sobre él, pero podemos inferir muchas de sus propiedades comparando los organismos actuales a nivel molecular, y aplicando la lógica evolutiva. Así, sabemos que LUCA era una especie unicelular y sin núcleo definido, que morfológicamente se parecería a los procariotas que conocemos. Nuestro ancestro común ya tenía ribosomas plenamente funcionales y muy parecidos a los actuales, y en él se había consolidado el flujo de información genética como $\text{DNA} \rightarrow \text{RNA} \rightarrow \text{Proteínas}$.

Desde hace varios años está estudiándose cómo podría ser el genoma de LUCA. Para ello, siguiendo la aproximación *top-down*, se comparan todos los genomas completos secuenciados en busca de los genes comunes a los seres vivos pertenecientes a los tres dominios, y se realizan estimaciones de las ganancias y pérdidas de genes que han podido producirse durante la evolución de cada linaje. Así, en la actualidad se considera que LUCA debería de tener un mínimo de 600 genes, con los cuales sería teóricamente posible construir la maquinaria de replicación (que aún estaba mucho de estar optimizada), y las de transcripción y traducción (éstas sí muy completas), además satisfacer todas las necesidades metabólicas básicas de las células tal como las conocemos, lo que garantizaría su reproducción. Dado que la longitud media de los genes procarióticos es de unos 1.000 nucleótidos, podríamos suponer que el genoma de LUCA tendría al menos 600.000 nucleótidos de longitud, en el rango de los genomas más cortos conocidos en bacterias actuales de vida libre.³ Por otra parte, la utilización de sistemas computacionales de reconstrucción metabólica permite proponer *células mínimas* teóricas, que contienen únicamente los genes considerados esenciales para la vida. Así, al combinar esta metodología con los datos derivados de distintas aproximaciones experimentales en organismos modelo, el grupo de Andrés Moya determinó en 2004 que una hipotética célula mínima podría ser viable con tan sólo 208 genes (un número que otros investigadores han reducido aún más). Si realmente existió una especie celular tan simple en algún momento anterior a LUCA, tuvo que realizar un recorrido evolutivo largo y complejo (que, entre otras cosas, implicaría triplicar la longitud de su genoma) en el camino hacia nuestro último ancestro común. En cualquier caso, merece la pena destacar que, para ciertos autores, LUCA podría haber sido en realidad una *comunidad de especies* que intercambiaban libremente sus genes, en lugar de una especie celular única. Ambas posibilidades presentan ventajas e inconvenientes desde el punto de vista evolutivo, pero en cualquiera de ellas el contenido génico total del sistema puede considerarse como *el genoma* de LUCA.

En cuanto a sus características metabólicas, por todo lo comentado anteriormente se asume que LUCA sintetizaba ATP a partir de un potencial de membrana, utilizando una H^+ -ATPasa similar a las actuales. A pesar de la discrepancia existente en el ámbito de los metabolismos primitivos, la mayor parte de expertos se inclinan por que el de LUCA fuera quimiolitoheterotrófico o quimiolitoheterotrófico. Es decir, LUCA obtendría la energía y el poder reductor a partir de compuestos inorgánicos (quizá el hidrógeno, o el hierro de la pirita), pero no existe un consenso sobre la fuente de carbono que utilizaría: los investigadores más cercanos a la geomicrobiología son partidarios de un metabolismo autotrófico, mientras que quienes realizan análisis filogenéticos dan más apoyo a que nuestro ancestro fuera heterotrófico. Asimismo, entre los primeros se suele favorecer un LUCA termófilo (que quizá viviría en algún entorno con temperaturas cercanas a los 80 °C), mientras que actualmente la filogenia molecular no apoya tal hipótesis. En cualquier caso, las redes catalíticas implicadas en el metabolismo central de LUCA serían prácticamente las mismas que en todos los organismos actuales. Por otra parte, las reconstrucciones metabólicas y los análisis filogenéticos realizados entre otros por Peretó, López-García y Moreira, sugieren que en LUCA ya existían mecanismos enzimáticos de producción de fosfolípidos de membrana, aunque mucho menos específicos que los actualmente presentes en cada uno de los tres grandes linajes celulares. Por tanto, tenemos un conocimiento aún limitado sobre las membranas del ancestro común.

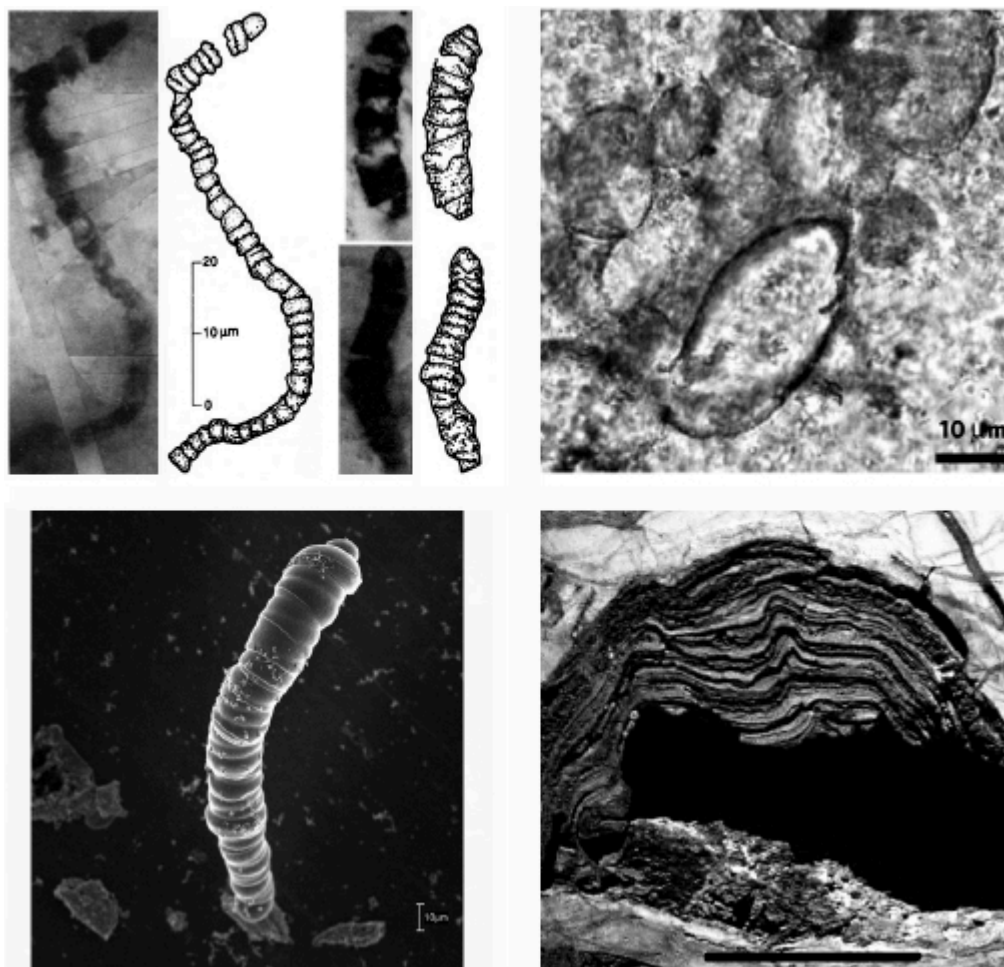


FIGURA 2.12. El primer panel muestra tres de los microfósiles descubiertos por Schopf y su equipo en los sílex de Apex (Grupo Warrawoona, provincia de Pilbara, Australia Occidental), con una antigüedad de 3.465 Ma. Los fotomontajes se realizaron para situar en un mismo plano cada formación filamentosa tridimensional, y los dibujos interpretativos distinguen las supuestas cianobacterias individuales que formarían cada filamento (barra: 20 µm). Figura reproducida (de Schopf, 1993) con permiso de la *American Association for the Advancement of Science*. A su derecha se muestra uno de los microfósiles asociados a microcristales de pirita descubiertos por Brasier y su grupo en la Formación Strelley Pool (también en Pilbara), con una antigüedad de al menos 3.350 Ma. Cada morfología elipsoidal correspondería a una célula (barra: 10 µm). Figura reproducida (de Wacey et al., 2011) con permiso de *Nature Publishing Group*. El tercer panel muestra un *biomorfo abiótico* de apariencia filamentosa, que a pesar de su similitud con las imágenes superiores no es un microfósil ni contiene materia orgánica, pues se ha formado como una estructura híbrida de carbonato de bario y de sílice (barra: 10 µm). Imagen proporcionada por su autor: Juan Manuel García-Ruiz. Por último, se muestra el corte transversal de uno de los estromatolitos más antiguos conocidos, datado en 3.496 Ma y hallado en la Formación Dresser (Pilbara). Se distinguen láminas paralelas de materiales biomineralizados por microorganismos que quedaron fosilizados en su interior (barra: 5 cm). Fotografía tomada por el autor en el Museo de Historia Natural de Washington, Estados Unidos.

LUCA pudo vivir, como indicamos en capítulos anteriores, a partir de hace 3.850 Ma. Quizá ya había surgido hace unos 3.700 Ma, pero por el momento no es posible precisar más. Lo que sí tenemos bastante claro es la fecha de aparición de sus primeros descendientes conocidos. Existe un amplio consenso sobre el hecho de que hace unos 3.500 Ma la vida ya había surgido, y nuestro planeta estaba poblado por diferentes especies celulares herederas de LUCA, que establecían relaciones ecológicas entre sí. Las pruebas provienen de la micropaleontología, desde que en 1987 J. William Schopf encontró y caracterizó microfósiles con esa antigüedad en los sílex de Apex (Grupo Warrawoona, provincia de Pilbara, Australia Occidental), cuya morfología *es compatible con* la de las cianobacterias filamentosas actuales. Esto no quiere decir que *fuera* cianobacterias, ya que las evidencias morfológicas son débiles en rocas de esta antigüedad. De hecho otros paleontólogos como Martin D. Brasier mantuvieron una viva discrepancia sobre este tema tras detectar microfósiles diferentes (asociados a diminutos cristales de pirita) en rocas de la misma zona datadas en cerca de 3.400 Ma. En cualquier caso, siempre hay que ser muy precavido con las evidencias meramente morfológicas de vida, sobre todo en rocas tan antiguas. Así, Juan Manuel García-Ruiz y otros autores han descrito la formación de *biomorfos abióticos*, estructuras puramente

minerales de sílice y carbonatos que pudieron formarse en las condiciones presentes en la Tierra primitiva, y cuya morfología es muy similar a la de ciertos microfósiles de apariencia filamentosa. Una prueba menos controvertida sobre la antigüedad de la vida es que en otras rocas de esa época y región geográfica, Ian W. Burch y otros investigadores han hallado los *estromatolitos* más antiguos conocidos, que son rocas sedimentarias originadas por fosilización de comunidades laminares de microorganismos, supuestamente similares a las que forman actualmente los tapices o tapetes microbianos.

Por tanto, se asume que el intervalo en el que se formaron los primeros seres vivos, éstos dieron lugar a sistemas celulares *modernos*, se originó LUCA y comenzó a diversificarse, fue relativamente corto, de 350 Ma como máximo. Desde entonces comenzó la evolución de múltiples formas de vida y la colonización de muy distintos entornos de los océanos, la tierra y el aire. Durante ese largo camino, la vida ha co-evolucionado con nuestro planeta, alterando profunda e irreversiblemente sus características.

La evolución de la vida

A partir de LUCA se fue produciendo la diferenciación de los tres grandes linajes celulares (Bacteria, Archaea y Eucarya), cuyas trayectorias han protagonizado los últimos 3.500 Ma de la historia de la Tierra. Para comprender cómo se llegó a originar toda la biodiversidad que nos rodea, debemos recordar cuáles son las bases del poderoso mecanismo que lo hizo posible: la evolución.

Claves de la evolución biológica

La brevedad de nuestra propia vida nos impide observar las modificaciones graduales que ocurren en el mundo geológico, responsables por ejemplo de la formación de las montañas, de la erosión de una roca arenisca por efecto del viento, del crecimiento gota a gota de las estalactitas en el interior de una cueva, o de otros muchos fenómenos que lenta pero inexorablemente van modificando los paisajes que nos rodean. Existen excepciones a este hecho, claro está, asociadas a eventos rápidos y catastróficos como puede ser un terremoto, la erupción explosiva de un volcán o el impacto de un meteorito. Pero, por lo general, sólo asistimos a un fotograma del largometraje que se está proyectando desde la formación de nuestro planeta.

De manera análoga, el tiempo que cada uno de los humanos vivimos también hace muy infrecuente que observemos en nuestra experiencia diaria los ritmos de la evolución biológica.¹ Por ello, hasta hace pocas décadas se ha trazado la historia de la vida utilizando el *registro* de organismos del pasado que nuestro planeta atesora en forma de fósiles, o bien analizando los efectos que la vida ya extinta ha producido en la superficie o la atmósfera terrestre. La principal causa de la aparente *lentitud* de la evolución está en que el mecanismo más habitual para generar diversidad biológica es la progresiva acumulación de mutaciones en el DNA que constituye el genoma de cada especie: como se comentó previamente, durante la replicación del DNA celular las enzimas encargadas de copiarlo tienen gran fidelidad y cometen muy pocos errores. Así, la evolución se manifiesta por lo general durante períodos muy largos, mucho mayores que la vida de cada uno de nosotros e incluso del conjunto de nuestra especie.

Eón (Eonotema)	Era (Eratema)	Período (Sistema)	Época (Serie)	Inicio (Ma)
Fanerozoico	Cenozoico	Cuaternario	Holoceno	0,0117
			Pleistoceno	2,580
		Neógeno	Plioceno	5,333
			Mioceno	23,03
		Paleógeno	Oligoceno	33,9
			Eoceno	56,0
	Mesozoico	Cretácico	Paleoceno	65,5
			Superior	100,5
			Inferior	145,0
		Jurásico	Superior	163,5
			Medio	174,1
		Triásico	Inferior	201,3
			Superior	237,0
			Medio	247,2
	Paleozoico	Pérmico	Inferior	252,2
			Lopingiense	259,8
			Guadalupense	272,3
			Cisuralense	298,9
			Superior	307,0
		Carbonífero	Medio	315,2
			Inferior	323,2
		Missisipico	Superior	330,9
			Medio	346,7
		Devónico	Inferior	358,9
			Superior	382,7
			Medio	393,3
		Silúrico	Inferior	419,2
			Pridoli	423,0
			Ludlow	427,4
		Ordovícico	Wenlock	433,4
			Llandovery	443,8
		Furongense	Superior	458,4
			Medio	470,0
Cámbrico	Inferior	485,4		
	Superior	497		
	Serie 3	509		
	Serie 2	521		
Precámbrico	Proterozoico	Neoproterozoico	Terreneuviense	541
			Ediacárico	635
		Mesoproterozoico	Criogénico	720
			Tónico	1.000
		Paleoproterozoico	Esténico	1.200
			Eclásico	1.400
	Arcaico	Neoarcaico	Calimico	1.600
			Estáterico	1.800
		Mesoarcaico	Orosílico	2.050
			Riáico	2.300
		Eoarcaico	Sidérico	2.500
			3.200	
			3.600	
			4.000	
Modelo				4.570

FIGURA 2.13. Principales períodos geológicos en la historia de la Tierra, en unidades geocronológicas o temporales (Eón/Era/Período/Época) y sus equivalentes cronoestratigráficas o de cuerpos de roca (Eonotema/Eratema/Sistema/Serie). El supereón Precámbrico es una división informal que agrupa los tres primeros eones. Se muestra la edad aproximada de comienzo de cada período (en millones de años) obtenida por técnicas de datación absoluta. Figura elaborada por el autor a partir de la Tabla Cronoestratigráfica Internacional (actualizada periódicamente por la *International Commission on Stratigraphy*), en su edición de 2015.

Los humanos hemos percibido (y aprovechado) la diversidad de la vida desde nuestros orígenes, pero los primeros pasos hacia su análisis sistemático no comenzaron hasta la época de Aristóteles, con los estudios sobre morfología comparada de animales y plantas. A lo largo de los siglos sucesivos, distintos filósofos y naturalistas reflexionaron sobre la variedad y similitudes de las formas vivientes, mientras en paralelo otros intentaban comprender los cambios geológicos producidos en nuestro planeta a lo largo de su historia. Así, durante la segunda mitad del siglo XVIII Georges L. Leclerc, conde de Buffon, recogió en su enciclopédica *Historia Natural* evidencias e ideas muy valiosas sobre las variaciones sucesivas producidas en los mundos geológico y biológico. Su obra fue muy inspiradora para la teoría del *gradualismo* propuesta por James Hutton en 1785, según la cual los cambios que observamos en el paisaje son el resultado de la continua sucesión de ciclos geológicos lentos, asumiendo que «las leyes físicas, químicas y biológicas que actúan hoy, también lo han hecho en el pasado». Debemos a este autor una metáfora muy sugerente, la del *tiempo profundo*, para referirse a la antigüedad de la Tierra y al ritmo con el que habitualmente se han sucedido los cambios geológicos.

En este contexto, la primera teoría sobre la *evolución biológica* llegó a principios del siglo XIX, gracias a la obra de Jean-Baptiste de Monet, caballero de Lamarck. En su libro *Filosofía zoológica*, de 1809, propuso algo revolucionario: todas las especies, incluida la humana, han descendido de otras especies. Además, en él mantenía que los organismos han de adaptarse a las nuevas circunstancias que pueden aparecer en el ambiente que habitan. En respuesta a éstas, según Lamarck, se desarrollan o atrofian órganos ya existentes en los seres vivos, o bien aparecen otros nuevos: es decir, «la función crea el órgano y la necesidad la función». Posteriormente se demostraría que tal explicación de la evolución es errónea por considerarla un proceso *finalista*, pero la obra de Lamarck fue sin duda pionera para entender un hecho clave: las variaciones que hacen más aptos a los seres vivos en un ambiente dado perduran en su descendencia. En 1818, William C. Wells publicó dos ensayos en los que se planteaba por primera vez el principio de la *selección natural* como mecanismo evolutivo, aunque sólo lo aplicó a la explicación de las tonalidades de la piel en las diferentes razas humanas. Diez años después, Geoffroy Saint-Hilaire aportó la idea de que existe una correspondencia entre los órganos de todas las especies, y que las mismas formas no se han perpetuado desde su origen. Paralelamente, Charles Lyell publicó sus *Principios de Geología* a partir de 1830, actualizando la obra de Hutton e impulsando definitivamente la teoría *uniformista*, por contraposición a las ideas del *catastrofismo* según las cuales nuestro planeta habría sido modelado por eventos catastróficos en un tiempo muy corto.² Con el uniformismo se asumía que los seres vivos sí pudieron disponer de un tiempo *suficientemente largo* para evolucionar, pues la edad calculada para la Tierra había ido creciendo desde los 180.000 años propuestos por Buffon, a los más de 100 Ma defendidos por los geólogos de mediados del siglo XIX.³

Éstos eran los principales ingredientes del sustrato cultural en el que creció Charles R. Darwin, y que le acompañaron durante su viaje en el *Beagle* entre 1831 y 1836. Además, él siempre se había sentido muy inspirado por la idea del *progreso* en la naturaleza, siguiendo una línea de pensamiento defendida en la obra *Zoönomia* por su abuelo, el naturalista, médico y poeta Erasmus Darwin. Cuando en 1859 publicó *El origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida*, obra cumbre del pensamiento universal de la que ya hemos hablado, Darwin no sólo reconoció el mérito de Lamarck, sino que mantuvo algunas de sus ideas pioneras. Sin embargo, nunca consideró el cambio evolutivo como resultado de una *necesidad previa*. Por el contrario, propuso que durante la reproducción de los seres vivos se producían (de forma natural y como resultado del *azar*) variaciones que, en función de la capacidad adaptativa que otorgasen al individuo en ese ambiente y momento concretos, aumentarían o disminuirían su capacidad reproductiva o *fitness*. Como consecuencia, se produciría una *selección* de aquellos individuos que mejor se adaptaban al entorno en el que vivían, y el número de sus descendientes sería mayor que el de los demás.⁴ Así, la progresiva diversificación funcional o morfológica de algunos miembros o poblaciones de una misma especie (junto a otras variables, como el posible

aislamiento poblacional en diferentes zonas geográficas) podría acabar promoviendo su separación en dos *especies* diferentes. Una frase de este libro resume perfectamente su teoría: «No es la más fuerte de las especies la que sobrevive, ni la más inteligente, sino la que responde mejor al cambio».

La alusión a la inteligencia en estas palabras indica que, para Darwin, nuestra especie es *una más* dentro del árbol de la vida, y que también somos producto de la evolución biológica, como más tarde argumentaría en otro de sus libros: *El origen del hombre*. El conjunto de la obra de Darwin plantea un escenario nuevo que sustituye un mundo estático por otro en evolución, rechazando las creaciones especiales o independientes de especies y explicando científicamente lo que hasta entonces se concebía como un proyecto divino. En este sentido, merece la pena destacar que una aportación central de la evolución por selección natural de Darwin, no planteada por otros investigadores, es la capacidad del mecanismo evolutivo para causar *novedad* y *divergencia* con respecto a las especies de las que se proviene. Hasta entonces sólo se consideraba la evolución como un ajuste menor sobre modelos o tipos previamente existentes (por lo general, resultantes de la creación). De hecho, ésta fue una de las principales controversias que mantuvo con su primo, el polifacético científico y humanista Francis Galton, quien sostenía que según el *principio de regresión a la media* (los caracteres de los descendientes promedian los de sus progenitores) la evolución y la selección no podían generar tipos biológicos radicalmente nuevos. Para Darwin esto era perfectamente posible, una muestra más de su intuición al no conocer las bases de la genética que estaba estableciendo Mendel.

Contemporáneo de Darwin, Alfred R. Wallace fue otro gran naturalista y viajero, a quien se considera el fundador de los estudios de *biogeografía*. Según escribió en sus memorias, ya en 1857 había llegado a la conclusión de que la selección natural era el motor de la evolución. Sin embargo, su planteamiento presentaba varias diferencias respecto de la teoría que estaba elaborando Darwin, con quien mantuvo una estrecha y amigable relación epistolar. De hecho, ambos fueron co-autores de un ensayo sobre el tema en 1858, y habitualmente se les considera co-descubridores de la evolución por selección natural. Sin duda, Wallace actuó como *catalizador* para que Darwin publicara *El origen de las especies* el año siguiente. En cualquier caso, debido al grado de elaboración, profundidad y repercusiones de su obra, fue Darwin quien realmente elevó la evolución por selección natural a la categoría de evidencia científica. Eso sí, recordando lo dicho en el capítulo 2, podríamos considerar un hecho curioso: Darwin fue más genuinamente original en cuanto a sus ideas sobre el origen de la vida, nunca tratadas en sus libros, que en la teoría a la que dedicó todas sus obras y por la que es justamente reconocido.

Tanto Darwin como Wallace fueron muy intuitivos y demostraron una gran capacidad de síntesis de las evidencias que la naturaleza les mostraba,⁵ a pesar de que aún no se habían recogido buenas series paleontológicas y que ambos desconocían la obra de Mendel sobre los mecanismos de la herencia y variación de los caracteres de los seres vivos. Sus conclusiones fueron correctas, y la evolución por selección natural ha sido ampliamente demostrada por los datos experimentales que se fueron acumulando posteriormente en los campos de la paleontología, la zoología y la botánica, y más adelante también en la genética y la biología molecular. Durante las primeras décadas del siglo xx se promovió una fructífera síntesis entre las ideas de Darwin y Mendel, a lo que se sumaron la comprensión del papel de las mutaciones como fuente de diversidad y los avances en el campo de la genética de poblaciones. Los principales artífices de la denominada *Teoría sintética de la evolución* o *Neo-darwinismo*, que desde entonces constituye la base para interpretar la naturaleza en los estudios de biología, fueron científicos de la talla de Haldane (como hemos visto, uno de los padres de la investigación científica sobre el origen de la vida), Ronald Fisher y Sewall G. Wright.

Más tarde, ya en la era de la biología molecular, las *mutaciones* (entendidas como cambios, inserciones o deleciones de nucleótidos individuales) que se producen durante la replicación de los DNAs celulares o virales (y también de los RNAs virales o viroidales, donde vimos que ocurren con una frecuencia diez mil veces mayor) se propusieron como los mecanismos más evidentes para generar diversidad biológica en el *genotipo*. Cuando éste se expresa (es decir, sigue el proceso DNA→RNA→Proteínas) produce una diversidad de *fenotipos*, sobre los cuales actuará la selección natural. Por tanto, el error es la base de la evolución. Casi todas las mutaciones introducidas son perjudiciales o *deletéreas*, pero en el caso poco probable de que un cambio genético origine un organismo con una función mejorada o nueva, la mutación quedará fijada en la descendencia. El individuo mutante poseerá una ventaja frente al original o *silvestre* (en inglés, *wild type*) y podrá imponerse a él, haciéndose mayoritario en la población que se reproduce en ese ambiente. Así,

cuando deban enfrentarse a la limitación de recursos, la depredación, u otro tipo de presiones externas, los diferentes individuos, poblaciones o especies, terminarán compitiendo entre sí. La *competición* es una fuerza evolutiva clave que subyace a la selección natural. Pero no es la única: la cooperación o *simbiosis* también es un tipo de interacción muy eficiente para adaptarse a un cambio en las condiciones ambientales. De hecho, más adelante veremos que la simbiosis fue la fuerza desencadenante del origen de los organismos eucarióticos.

Durante el último medio siglo se han producido avances muy importantes en el estudio de los mecanismos moleculares que subyacen a la evolución. Entre ellos cabe destacar el descubrimiento por Motoo Kimura en 1968 de que parte de las mutaciones introducidas en un genoma (por ejemplo, muchas de las que afectan a zonas que no contienen genes, o las que producen un cambio entre codones que codifican un mismo aminoácido) no tienen un efecto fenotípico aparente: se manifiestan como *neutrales*, permitiendo que la *deriva génica* actúe como una fuerza evolutiva adicional a la selección natural. Por otra parte, se han descubierto y caracterizado mecanismos que no se basan en mutaciones de un solo nucleótido, cuyas consecuencias fisiológicas y evolutivas son generalmente más profundas. Estos procesos están catalizados por enzimas celulares, y entre ellos destacan las inversiones, transposiciones y duplicaciones de fragmentos de una molécula genética, así como la *recombinación* o intercambio de fragmentos entre dos moléculas pertenecientes al mismo genoma (por ejemplo, dos cromosomas) o a dos genomas diferentes.

El movimiento de largas regiones de material genético (con longitudes de pocas decenas a miles de nucleótidos) entre genomas de células o virus diferentes se conoce como *transferencia génica horizontal*. Un ejemplo familiar de este proceso lo encontramos en la transferencia entre bacterias patógenas para nuestra especie (pertenecientes a cepas diferentes, o incluso a distintas especies) de moléculas circulares de DNA denominadas *plásmidos*, que contienen los genes codificantes de proteínas implicadas en la resistencia a fármacos. Así se han generado, entre otras, cepas de *Mycobacterium tuberculosis* multi-resistentes a antibióticos, lo que constituye un problema clínico muy grave en la actualidad.⁶ Por otra parte, los retrovirus y otras familias virales son vehículos muy eficientes en la transferencia horizontal de genes entre especies. Por tanto, éste es un mecanismo evolutivo muy relevante, que con toda seguridad tuvo gran protagonismo en todo el proceso de diversificación producido antes y después de LUCA. Así, se vuelve a poner de manifiesto que el *árbol* de la vida no es en realidad un diagrama tan sencillo y lineal como solemos ver dibujado, con ramas independientes claramente perfiladas: se parece más a un *arbusto*, o una *enredadera* en la que sus ramas se entrecruzan entre sí, incluso insertándose unas en otras.

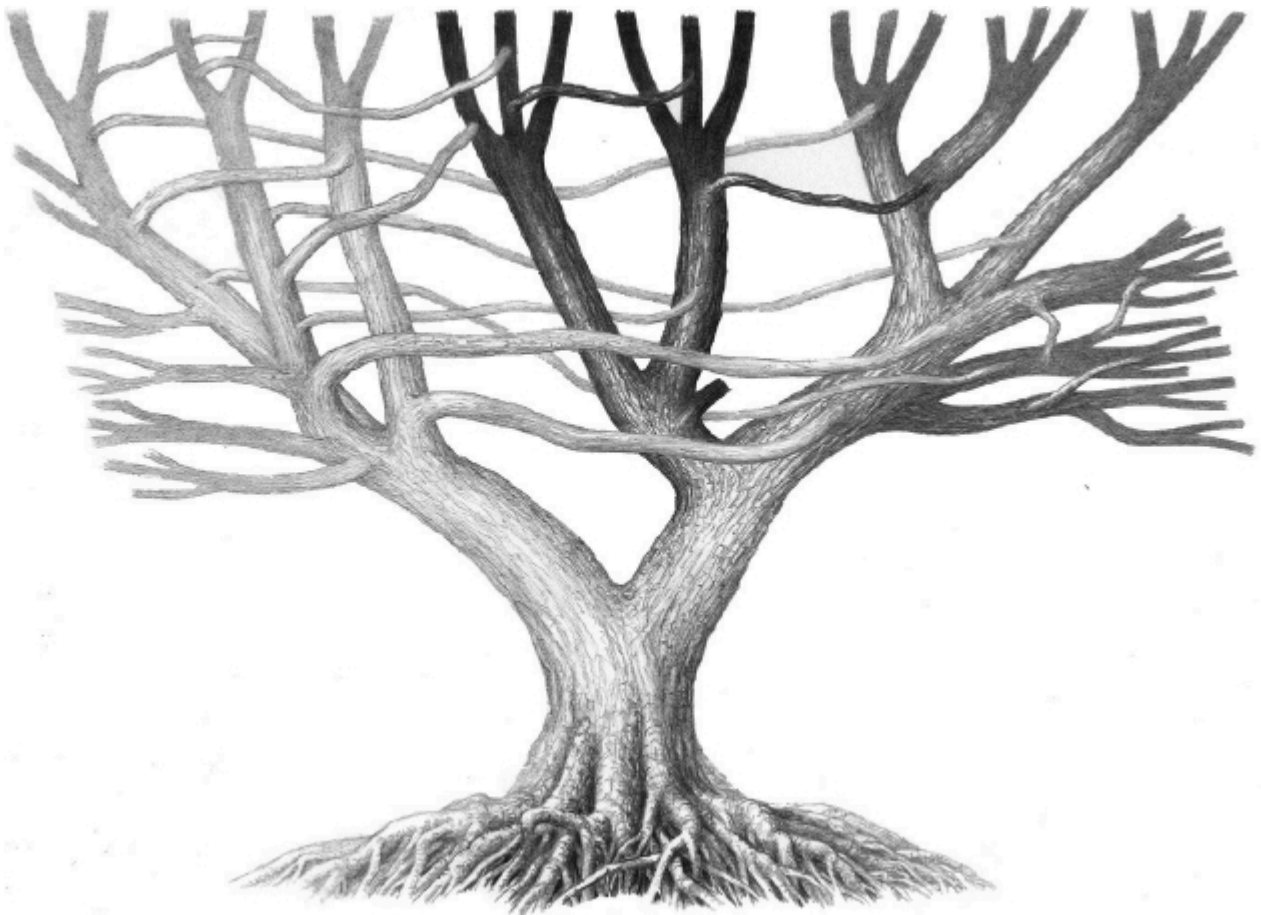


FIGURA 2.14. Recreación artística de la evolución de los organismos, utilizando una versión actualizada de la metáfora del árbol de la vida. Los procesos químicos que se combinaron durante el origen de la vida se simbolizan con las raíces del árbol, y LUCA ocuparía el punto más alto del tronco común (ver Figura 2.10), cuya diversificación originó los dominios Bacteria (ramas situadas a la izquierda, en gris claro), Archaea (ramas centrales, en negro) y Eucarya (ramas de la derecha, en gris oscuro). En este dibujo, las tres ramas más verticales de los eucariotas representarían a los animales, hongos y plantas, y las demás a las algas y otros linajes de protistas. Desde la rama derecha de las bacterias (phylum *Proteobacteria*) parte una rama horizontal hasta la base de los eucariotas, simbolizando la endosimbiosis que originó las mitocondrias, y desde la que está a su lado (*Cyanobacteria*) otra rama horizontal sugiere las endosimbiosis que dieron lugar a los cloroplastos en los eucariotas fotosintéticos. En las arqueas, sus dos ramas principales corresponderían a los phyla *Euryarchaeota* y *Proteoarchaeota* (ver Figura 2.15). Diversas ramas horizontales más finas conectan linajes distantes, simbolizando los múltiples eventos de transferencia horizontal de genes (muchos de ellos, mediados por virus) que se han producido a lo largo de la evolución y han ido transformando el árbol en un arbusto o una enredadera. © Eduardo Saiz Alonso.

Para finalizar, conviene destacar que todas las evidencias mostradas por la naturaleza indican que la evolución biológica no está *dirigida*, que no existe ningún tipo de *diseño* detrás del hecho evolutivo, y que los factores ambientales externos han seleccionado de forma ciega las variantes genéticas originadas al azar. Es incuestionable que nos impresiona la complejidad del funcionamiento de una célula, de nuestro cerebro o de un ecosistema, y también nos llama la atención la belleza y aparente *perfección* de los animales o las plantas entre los que hemos crecido. Pero cuando analizamos la evolución biológica comprendemos que progresa a través de un continuo proceso de tanteo y error basado en cambios generados aleatoriamente, que practica el bricolaje y la reutilización de piezas, o que inventa varias veces la misma innovación en linajes celulares diferentes. La evolución se conforma con lo que funciona suficientemente bien como para seguir ese camino emprendido por una química que aprendió a ir más allá de su equilibrio termodinámico. Estudiar cómo se han ido formando y diversificando los organismos (veremos un buen ejemplo al comentar el origen de los eucariotas) nos enseña que la evolución no se parece en nada a la obra de un ilustre arquitecto que haya trabajado a partir de un plano, sino a la de muchos albañiles modestos, más o menos eficientes, que van construyendo edificios rudimentarios y en absoluto optimizados: la mayoría de ellos se derrumban pero algunos resisten durante el tiempo suficiente como para que a partir de ellos se puedan edificar otros. Con un matiz, eso sí, y ahí radica la auténtica belleza de la biología: cada ser vivo es a la vez el edificio y el albañil que lo

construye. Por otra parte, algo que nos enseña la evolución biológica es que en este proceso no existe *cima* o culminación alguna: la forma adecuada de representar el proceso evolutivo no es una pirámide, sino un árbol. O aún mejor, como acabamos de ver, un arbusto.

Los fósiles: huellas de la evolución

La paleontología es la ciencia natural que estudia los *fósiles*, con objeto de reconstruir los caminos evolutivos seguidos por los seres vivos a lo largo del tiempo. Los fósiles pueden definirse muy resumidamente como restos de organismos del pasado preservados en las rocas, lo que permite observarlos hoy como si el tiempo se hubiera detenido al final de su vida. En condiciones normales, cuando un ser vivo muere la mayor parte de sus componentes son reciclados (es decir, sirven de alimento a otros organismos) o se descomponen rápidamente por oxidación. Por tanto, para que se produzca la fosilización es preciso que el organismo quede rápidamente enterrado en un entorno sedimentario *anaeróbico* y que permanezca en el mismo lugar durante el tiempo suficiente. El proceso de mineralización que acaba originando un fósil habitualmente requiere que el organismo posea partes duras o de cierta consistencia, como huesos, dientes, conchas, exoesqueletos o troncos leñosos. Las partes blandas se preservan muy raramente, aunque en ocasiones excepcionales también han podido fosilizar y llegar intactas hasta nuestros días, como hemos visto en el caso de los fósiles de microorganismos y como comentaremos también al hablar sobre la fauna de Ediacara. Además, en determinadas circunstancias los poros y cavidades vacíos en el esqueleto de un ser vivo pluricelular, por ejemplo las cámaras internas de un molusco, son rellenados con agua subterránea tras su enterramiento. Las sustancias que el agua transporta en disolución precipitan lentamente, generando un *molde* cuya forma corresponde a la del interior del organismo fosilizado. Las rocas sedimentarias que conservan los fósiles pueden sufrir a lo largo del tiempo diferentes procesos de alteración química, erosión, deformaciones o distorsiones de distinto tipo. Por todo ello, sólo una proporción muy baja de los seres vivos que poblaron el planeta han dejado fósiles que podamos reconocer en la actualidad, y la mayor parte de ellos aparecen casi siempre incompletos o degradados. Además de los restos de los organismos en sí, se consideran también fósiles las señales preservadas de su actividad mientras vivían, por ejemplo los coprolitos (excrementos fósiles) o bien las huellas que dejaron al moverse o caminar sobre el barro.

El estudio sistemático de los fósiles y su comparación con los seres vivos actuales ha sido la fuente de información más utilizada tradicionalmente para trazar la historia evolutiva de la vida. Sin embargo, los revolucionarios avances de la biología molecular durante las últimas cuatro décadas han permitido aproximaciones alternativas y complementarias para el estudio de la vida pasada. La posibilidad de extraer DNA de ciertos fósiles especialmente bien preservados está permitiendo analizar directamente el material genético que tales organismos contenían, e incluso se ha llegado a *secuenciar* el genoma completo de algunas especies extintas. Éste es el campo de investigación conocido como *paleogenética*, en el que destaca la extraordinaria labor que está desempeñando Svante Pääbo y su grupo con fósiles humanos, tal como se comentará en la tercera sección de este libro. No obstante, a pesar de la gran relevancia de los estudios de genética antigua, se ha comprobado que las moléculas de DNA no preservan su integridad durante más de 7 Ma en los fósiles. Por tanto, los hallazgos producidos en este campo están siendo (y serán) fundamentales para investigar sobre el linaje de los humanos y de las especies con las que hemos convivido, pero no para ir más allá dentro de la larguísima historia de la vida. En concreto, nunca podrá existir un *Parque Jurásico...* ni tampoco otros que serían aún más fascinantes, como el *Parque Cámbrico*.

Una alternativa útil cuando el DNA de un animal fosilizado está parcial o totalmente degradado consiste en extraer *colágeno* (la proteína más abundante en los huesos, también presente en la piel y otros tejidos conjuntivos), determinar su secuencia de aminoácidos y compararla con la de las especies actuales. De esta forma, Mary H. Schweitzer y sus colaboradores detectaron entre 2007 y 2009 fragmentos de colágeno en fósiles extraordinariamente bien conservados de *Tyrannosaurus rex* (con una antigüedad de 68 Ma) e incluso del dinosaurio herbívoro *Brachylophosaurus canadensis* (que vivió hace al menos 80 Ma). Por tanto, ésta es la proteína preservada en fósiles más antiguos de la que se tiene constancia.² Recientemente, el colágeno ha permitido un hito con restos fosilizados de menor antigüedad pero muy relevantes: resolver el origen evolutivo de dos especies de mamíferos extintos hace más de 8.000 años, *Macrauchenia* y

Toxodon, cuyos extraños fósiles descubrió Darwin en Sudamérica durante su viaje en el *Beagle*. Por último, en 2015 otros investigadores han mostrado que el colágeno, e incluso estructuras que podrían corresponder a restos de glóbulos rojos, se han mantenido en fósiles de hasta 75 Ma de antigüedad encontrados en Canadá, a pesar de que habían estado mal preservados y, algunos de ellos, almacenados durante más de un siglo en el Museo de Historia Natural de Londres.

De lo indicado en los dos últimos párrafos se deduce que la información molecular contenida en los fósiles nos puede ayudar a investigar las especies más cercanas al presente, hasta una antigüedad que por el momento no supera los 80 Ma. Por otra parte, el análisis de su morfología permite reconstruir la historia de la vida hasta mucho más atrás, llegando a la Explosión cámbrica (ocurrida hace unos 540 Ma) e incluso hasta la fauna de Ediacara (que se remonta a hace 700 Ma), como veremos posteriormente. Es decir, los fósiles nos hablan fundamentalmente sobre los organismos pluricelulares y, en especial, sobre los que poseen esqueleto interno o externo. Así, aunque hay investigadores muy activos en el ámbito de la micropaleontología, que estudian los fósiles de microorganismos y de comunidades microbianas con una antigüedad de hasta 3.500 Ma, la paleontología ofrece una información incompleta sobre la evolución producida desde el origen de la vida hasta hace unos 700 Ma. Por tanto el registro fósil, a pesar de las maravillosas experiencias que proporciona su análisis en las excavaciones y los laboratorios, o su observación en los museos de ciencia, nos dice aún muy poco sobre más del 80 % de la historia de la vida.

Por otra parte, las rocas también pueden informarnos sobre la evolución de los seres vivos gracias a su contenido en moléculas orgánicas de pequeño tamaño. Ya en 1970, Oró estudió la presencia y abundancia de hidrocarburos en distintas rocas, algunas de ellas con hasta 3.200 Ma de antigüedad. Como resultado este investigador, pionero en tantos ámbitos, propuso la utilización de *biomarcadores moleculares* para trazar el origen de la vida, enlazando este campo con el de la geoquímica orgánica. En uno de sus artículos decía: «Para entender el origen de la vida es útil saber desde cuánto tiempo atrás existe el proceso vital. La evidencia química, más que la fósil, es la adecuada para establecer la existencia de vida en un pasado remoto». Aunque, como mencionamos anteriormente, se conocen muy pocas rocas de la época en la que comenzó la vida, la presencia de diferentes biomarcadores geoquímicos de naturaleza lipídica está siendo muy estudiada por el grupo de Roger E. Summons, entre otros. Así, en rocas sedimentarias de hasta 2.700 Ma se han caracterizado lípidos alterados por procesos de *diagénesis* (compactación y consolidación de sedimentos, a temperaturas inferiores a 200 °C) que informan sobre la naturaleza de los componentes de las membranas de los organismos presentes en esa época.

Los genomas: archivos de la evolución

Desde la década de 1970, la optimización de las técnicas de amplificación, secuenciación y análisis de ácidos nucleicos (basadas en los trabajos pioneros de Frederick Sanger y otros científicos) ha permitido estudiar los caminos seguidos por la evolución comparando los genes de los organismos actuales: es decir, analizando el genotipo en vez del fenotipo. La hipótesis de partida para este método había sido propuesta en 1962 por Emile Zuckerkandl y Linus Pauling, y consiste en suponer que determinados genes, muy acertadamente denominados *relojes moleculares*, mostraban una tasa de mutación aproximadamente constante a lo largo del tiempo. Por tanto, midiendo el número de mutaciones presentes en un mismo gen (o en la proteína codificada por él) en dos especies actuales, se podría estimar el tiempo transcurrido desde que ambas divergieron a partir de un antepasado común. Si este mismo sistema se aplicaba a varias especies a la vez, era posible construir un *árbol filogenético molecular*, que proporcionaba una hipótesis de las relaciones evolutivas existentes entre dichas especies.

Este método resultó ser muy potente, y desde entonces la filogenia molecular ha revolucionado los estudios sobre la evolución y taxonomía de los seres vivos.⁸ Eso sí, para obtener resultados fiables los genes escogidos debían mostrar dos características principales. El primer requerimiento era que no existieran sospechas de que dicho gen hubiera estado implicado en transferencia génica horizontal entre los organismos estudiados, pues en ese caso quedarían erróneamente clasificados. En segundo lugar, para poder comparar un número manejable de mutaciones, era preciso que el gen hubiera evolucionado a una velocidad compatible con la distancia taxonómica entre las especies estudiadas: muy lenta para organismos alejados (por ejemplo, para comparar bacterias y

eucariotas), y más rápida para los más cercanos (como pueden ser especies distintas dentro del phylum de las cianobacterias). No obstante, más tarde se comprobó que muy pocos genes funcionan como relojes bien ajustados, y además se puso de manifiesto que distintos genes marcaban en realidad distintas horas. Por tanto, se generalizó la conveniencia de comparar las hipótesis derivadas de la filogenia molecular con el registro fósil disponible y con otros datos que se pudieran conocer sobre los organismos estudiados.

Teniendo en cuenta tales precauciones, para comparar grupos de organismos concretos se secuencian y analizan genes compartidos por todos ellos. Así, por ejemplo, se pueden realizar filogenias parciales de una familia concreta de aves, de un phylum bacteriano, o de todas las arqueas. Entre las múltiples aplicaciones de esta metodología, hoy en día es posible estudiar no sólo los microorganismos con los que convivimos en la actualidad, sino también las bacterias, virus u otros patógenos causantes de infecciones en el pasado. Un ejemplo del campo de la *paleovirología*, que resulta interesante por su relación con la tercera sección de este libro, lo encontramos en que al analizar secuencias relacionadas con retrovirus actuales ha sido posible inferir la que tuvo un retrovirus que existió hace 5 Ma, es decir, en la época de los *Ardipithecus*.⁹

Para poder aplicar este método al análisis de las relaciones evolutivas entre organismos procarióticos y eucarióticos muy diferentes entre sí, se precisaba escoger un gen que además de las dos características señaladas mostrara una tercera: debía ser *universal*, es decir, estar presente en todos los organismos por ser fundamental para la vida. Teniendo en cuenta estas restricciones, a partir de la década de 1970 Woese y George E. Fox decidieron utilizar la secuencia del gen de rRNA de la subunidad ribosomal menor, una molécula de en torno a 1.500 nucleótidos que cumplió perfectamente las expectativas. Con ello, tal como se indicaba al comienzo de esta sección del libro, la filogenia molecular basada en rRNA permitió demostrar que LUCA había existido, y además reveló que los organismos se clasifican en tres grandes linajes filogenéticos: Bacteria, Archaea y Eucarya.

En 1989, Peter Gogarten logró convertir ese árbol universal, en el que las tres ramas primarias salían de un mismo punto, en una filogenia *con raíz*, gracias al uso de genes también universales, pero que habían sido duplicados en el genoma de LUCA, antes de la separación de los tres linajes. Se trataba de las secuencias codificantes de las subunidades catalíticas y regulatorias de la H⁺-ATPasa, un complejo proteico fundamental para la vida del que hemos hablado al comentar el origen del metabolismo. Más tarde, otros investigadores realizaron aproximaciones similares utilizando distintos genes duplicados, como los de las proteínas EF-Tu y EF-G que intervienen en la traducción del mensaje genético, o los de las enzimas aminoacil-tRNA sintetasas que unen los tRNAs a sus aminoácidos correspondientes siguiendo las reglas del código genético. En prácticamente todos los casos, los árboles con raíz han mostrado que a partir de LUCA primero se habría separado el linaje Bacteria del ancestro común de Archaea y Eucarya, divergiendo estos dos grupos hermanos con posterioridad. Sin embargo, existen genes de cuyo análisis se deriva un orden de divergencia diferente entre las tres grandes ramas evolutivas.

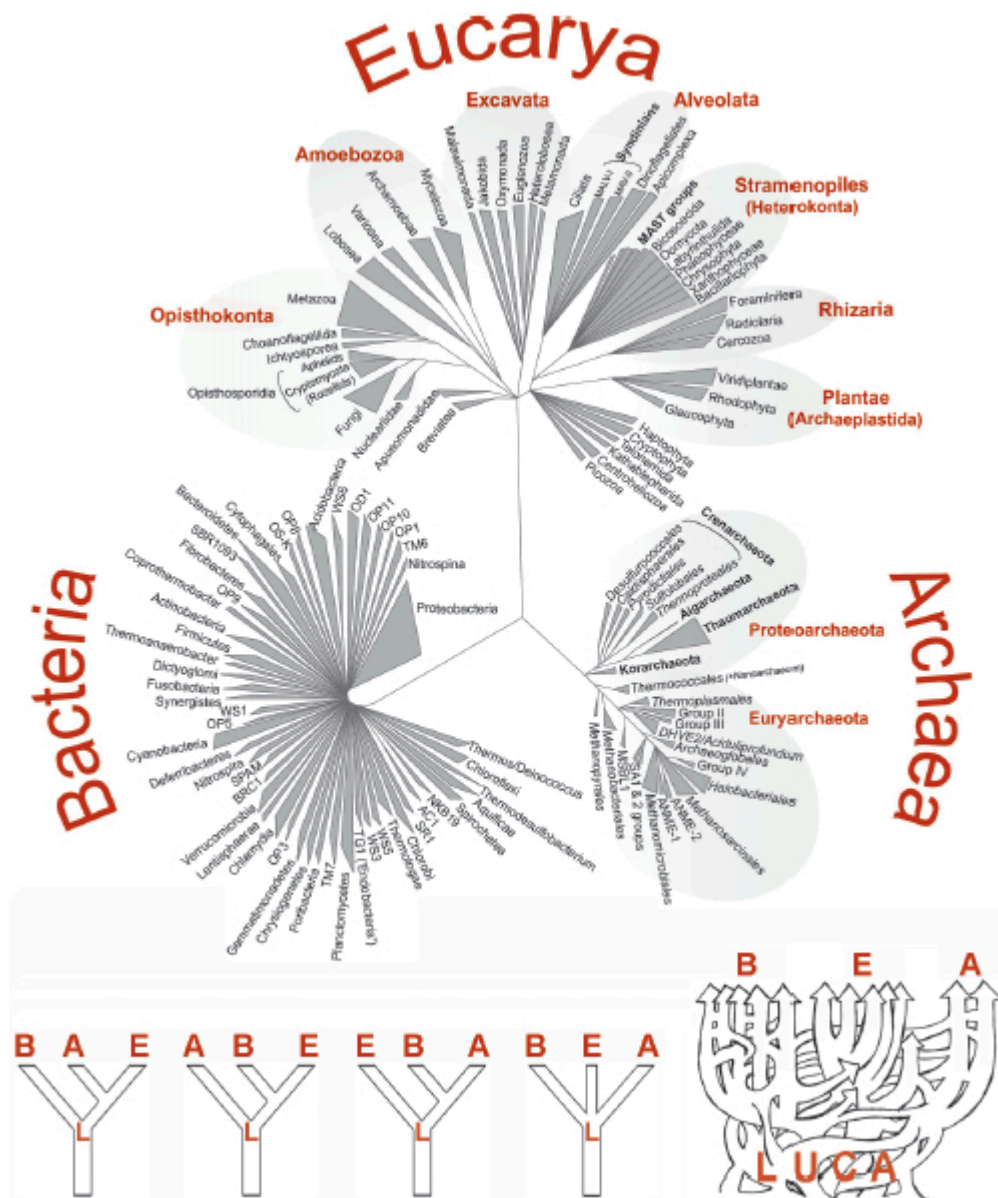


FIGURA 2.15. Clasificación filogenética universal de los organismos, basada en la comparación de las secuencias nucleotídicas de los genes que tienen en común todos sus genomas. Este árbol filogenético muestra la clara separación entre los dominios Bacteria, Archaea y Eucarya a partir de un ancestro común (LUCA, que ocuparía el punto central), así como los diferentes linajes celulares que hasta el momento (datos de abril de 2015) se conocen dentro de cada dominio (ver detalles en los capítulos 9 y 10 de esta sección). Imagen proporcionada por sus autores: Purificación López-García y David Moreira. En los paneles inferiores se muestran las cuatro posibles topologías obtenidas en los árboles universales con raíz, en función de qué gen se utilice para realizar el análisis filogenético. Entre ellas, la primera es la que aparece más frecuentemente. El esquema del quinto panel (basado en las ideas de William F. Doolittle y otros autores) ofrece una visión de la evolución biológica más compleja pero también más realista (ver Figura 2.14). En él se propone, además, que LUCA no sería una especie única sino una comunidad de especies que intercambiaban sus genes, a partir de la cual se diversificó toda la vida celular.

Durante los últimos años, la creciente disponibilidad de secuencias de genomas completos de un gran número de especies está permitiendo comparar organismos utilizando la información de *todos los genes* que están conservados entre sus genomas. De esta forma, los árboles filogenéticos obtenidos son mucho más fiables que los derivados de un solo gen o de un pequeño conjunto de ellos, tanto en estudios de grupos concretos de organismos como en filogenias universales. Además, con ello se diluye el riesgo asociado a los posibles eventos de transferencia génica horizontal que podrían afectar a alguno de los genes individuales. No obstante, en cuanto a la investigación sobre el origen y evolución temprana de la vida, merece la pena recordar que los análisis basados en filogenia molecular son un tipo más de aproximación *top-down*: como mucho nos pueden permitir retroceder hasta LUCA, pero no ofrecen información alguna sobre las células y proto-células anteriores a nuestro antepasado común.

Bacterias y arqueas

El proceso evolutivo que llevó desde LUCA a toda la biodiversidad actual va a ser mostrado resumidamente en los dos últimos capítulos de esta sección del libro. A los lectores interesados en profundizar sobre la fascinante historia de la vida y su co-evolución con nuestro planeta los animamos a disfrutar de las magníficas obras publicadas sobre el tema por autores de la talla de Stephen Jay Gould, Lynn Margulis o Richard Dawkins.

La evolución de los procariotas

Como se ha indicado, la mayor parte de las reconstrucciones filogenéticas universales indican que a partir de LUCA se separó el dominio Bacteria y un ancestro común de Archaea y Eucarya que más tarde daría lugar a estos dos dominios: $LUCA \rightarrow B + AE \rightarrow B + A + E$. La separación temprana entre bacterias y arqueas está apoyada por dos características moleculares básicas que las diferencian. La primera es que la composición de los fosfolípidos de sus membranas es diferente, y además las bacterias poseen una pared exterior de un polisacárido complejo llamado peptidoglicano, mientras que la mayor parte de las arqueas muestran una envoltura proteica. La otra diferencia fundamental está en las características moleculares de la maquinaria de replicación del DNA, que en las arqueas resulta más similar a la de los eucariotas. Sin embargo, los sistemas de transcripción y traducción son muy similares en los tres linajes, lo que indica que ya estarían optimizados en LUCA.

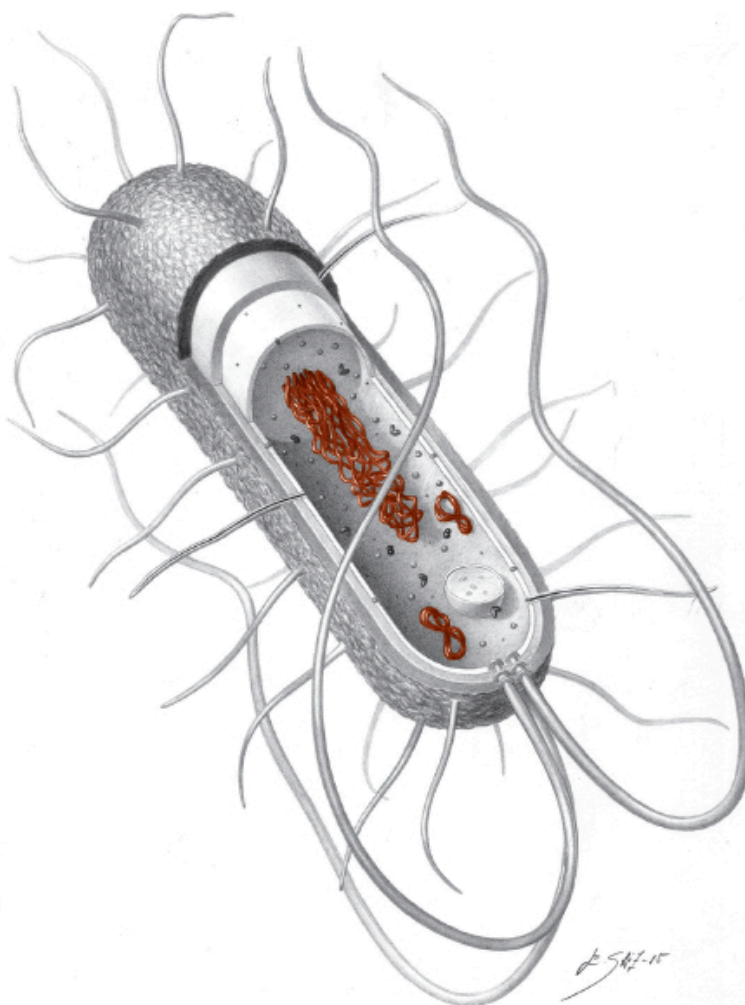


FIGURA 2.16. Representación esquemática de una célula procariótica, mostrando sus componentes principales. En este ejemplo, se trataría de una bacteria delimitada por una membrana plasmática (en la que se insertan proteínas transmembrana), una pared celular formada principalmente por capas de peptidoglicano (constituidas por cadenas de polisacárido unidas entre sí por péptidos cortos) y una cápsula exterior formada por otros polisacáridos y glicoproteínas. Esta bacteria presenta numerosos pili o fimbrias, y tres largos flagelos. En su interior se muestra en rojo el genoma de DNA, que en este caso está constituido por un cromosoma y dos plásmidos. Dentro del citoplasma bacteriano se distinguen también ribosomas, cuerpos de inclusión y una vacuola. © Eduardo Saiz Alonso.

Existe una controversia entre los científicos partidarios de que LUCA viviera en medios con temperatura muy alta (superior a los 80 °C), como postulan quienes proponen su metabolismo quimiolitotrófico, y los que apoyan temperaturas menores (en torno a los 30-40 °C), más adecuadas para la preservación del RNA y otras biomoléculas. En cualquier caso, los análisis filogenéticos más recientes sugieren que las bacterias no tienen un ancestro común hipertermófilo (que viviera por encima de los 80 °C), mientras que el de las arqueas sí lo fue. A partir de tales ancestros, bacterias y arqueas comenzaron a diversificarse. En el caso de las bacterias, la filogenia molecular muestra que se produjo una *radiación* (diversificación masiva muy rápida) como resultado de la cual surgieron los más de 30 phyla actuales¹, además de los que con toda seguridad habrán desaparecido a lo largo de la evolución.

Sin embargo, en el caso de las arqueas la diversificación inicial desde su ancestro (al que por similitud con LUCA se ha llamado LACA, de *Last Archaeal Common Ancestor*) produjo únicamente dos grandes linajes, algo ya demostrado por Woese y sobre lo que recientemente han profundizado distintos autores. El primero de ellos es el phylum *Euryarchaeota*, y contiene organismos capaces de producir metano (llamados por ello metanógenos), así como grupos de especies que se adaptaron a vivir en entornos con características fisicoquímicas muy extremas (de las que hablaremos más adelante): hipertermófilos, acidófilos y halófilos. El segundo linaje se denomina *Proteobacteria*, contiene cuatro phyla (*Thaumarchaeota*, *Aigarchaeota*, *Crenarchaeota* y *Korarchaeota*, por lo que también se conoce como *superphylum TACK*) y en él aparecen grupos de organismos hipertermófilos, mesófilos y psicrófilos.

A partir de sus diversificaciones iniciales, bacterias y arqueas continuaron (y continúan) su inexorable proceso de diferenciación, en una época dominada por los eventos de transferencia génica horizontal entre distintos grupos de organismos, implicando sobre todo a genes relacionados con el metabolismo. Las transferencias se podían realizar entre grupos filogenéticamente muy alejados, y de hecho se ha demostrado que mediante ese sistema varios linajes de arqueas adquirieron numerosos genes bacterianos. El análisis de genomas completos demuestra que gran parte de ese *mercadeo* de genes se produjo gracias a la constante implicación de los virus como sistemas de transferencia de información genética entre especies. Así, durante las ramificaciones sucesivas de este auténtico arbusto evolutivo, las bacterias y las arqueas experimentaron una gran diversificación metabólica hasta hace unos 2.500 Ma, desarrollando todos los tipos de metabolismo que actualmente conocemos y colonizando la totalidad de ambientes diferentes que les ofrecía nuestro planeta.

Con todo, hasta hace unos 2.200 Ma los procariotas fueron los únicos habitantes de la Tierra, y aún hoy son claramente mayoritarios en cuanto a número de especies y de individuos. Algunos de ellos desarrollaron interesantes comportamientos colectivos y una cierta *vida social*. A partir de la combinación entre ciertas bacterias y arqueas se originaron los eucariotas, como mostraremos en el siguiente capítulo, lo que implica que hasta entonces *todos éramos procariotas*. En el ámbito de la geología la Tierra conserva, más allá de los microfósiles, distintas huellas de la presencia de microorganismos desde tiempos remotos: han protagonizado diferentes procesos de biomineralización que incluyen, por ejemplo, la formación de algunos tipos de carbonatos que no existirían sin la actividad microbiana. Pero el legado más trascendental de las bacterias para nuestro planeta sería la producción de un gas venenoso: el oxígeno.

Un veneno en el aire

La vida se originó en ausencia de oxígeno, y durante 800 Ma las bacterias y arqueas fueron explorando gran número de metabolismos *anaerobios* (es decir, sin intervención del O₂) para

aprovechar los recursos disponibles en todos los ambientes de nuestro planeta. Entre esas estrategias metabólicas estaban las *fotosíntesis anoxigénicas*, que permitían a algunos linajes bacterianos captar la energía proveniente del sol y fijar CO₂, como se ha indicado en el capítulo 7. En este tipo de metabolismos, un aumento de complejidad bioquímica y organizativa permitió que los electrones necesarios para el proceso pudieran ser extraídos de la molécula más abundante en nuestro planeta, el agua. Con ello se originó la *fotosíntesis oxigénica* que, como subproducto, genera O₂. El análisis de estromatolitos muestra que este metabolismo ya se efectuaba por los primeros representantes del phylum de las cianobacterias hace 2.700 Ma. Sin embargo, la geoquímica indica que las huellas del inicio en la acumulación de O₂ atmosférico no aparecieron hasta hace 2.000 Ma. Para explicar ese largo desfase de 700 Ma debe considerarse que un planeta inicialmente anóxico tendría muchas posibilidades de absorber el oxígeno que se iba produciendo. Preston Cloud propuso, hace cuatro décadas, que el principal mecanismo de fijación química del oxígeno fue su reacción con el hierro reducido (Fe²⁺) presente en los océanos, para originar el óxido de hierro (Fe₂O₃) que actualmente aparece como grandes *formaciones de hierro bandeado* en muchas rocas sedimentarias de esa época.²

Una vez que todo el hierro y otros compuestos reducidos existentes en los océanos fueron oxidados, el oxígeno que seguían produciendo las cianobacterias comenzó a liberarse a la atmósfera. Con ello, el aire se fue enriqueciendo en ese gas desde su nivel basal del 1 % (correspondiente al oxígeno formado principalmente mediante rotura o *fotólisis* del agua, producida por la radiación ultravioleta) hasta llegar, hace aproximadamente 1.600 Ma, a un valor en torno al 15 %. Ese nivel fue aumentando más lentamente desde entonces, estabilizándose en el 21 % actual.³ Por tanto, la abundancia de oxígeno atmosférico, inexistente en nuestros planetas hermanos Venus y Marte, es una de las consecuencias más importantes de la aparición de la vida sobre la Tierra. Así, desde el primer tercio del Proterozoico, la atmósfera y la corteza terrestres son fundamentalmente oxidantes. No obstante, el manto de nuestro planeta ha mantenido un carácter reductor que puede permitir la formación local de materia orgánica, potencialmente accesible al exterior gracias a la tectónica de placas y al vulcanismo.

Pero regresemos hasta hace 2.000 Ma: con la excepción de las cianobacterias, el O₂ resultaba un gas *tóxico* para todos los demás seres vivos del planeta, pues se habían desarrollado en condiciones anóxicas desde el origen de la vida. En efecto, el oxígeno desencadena rápidos fenómenos de oxidación que degradan la materia orgánica y producen diferentes daños celulares. Por tanto, la vida había generado un *veneno* que con toda seguridad debió de producir una importante crisis en la biodiversidad existente hasta ese momento. Ante tal presión selectiva, los dos mecanismos de adaptación al alcance de los seres vivos eran ocultarse en los nichos ecológicos anóxicos que aún quedaran en el planeta, por ejemplo en su subsuelo o en las aguas oceánicas profundas, o bien desarrollar metabolismos que toleraran (e incluso aprovecharan) el oxígeno. Entre las muchas adaptaciones metabólicas que sin duda se probaron, una que triunfó fue el desarrollo de la *respiración aerobia*, sistema con el que el oxígeno se utiliza como aceptor de electrones en la fase final del metabolismo de la materia orgánica, y es transformado en agua por reacción con moléculas de hidrógeno.⁴ Con todo ello, la producción de oxígeno por los seres vivos y su posterior respuesta a él se considera el caso más importante de co-evolución de la vida y del planeta en el que se desarrolla.

Los extremófilos: viviendo al límite

El estudio de la vida en condiciones extremas se inició en el siglo XIX, con el aislamiento de microorganismos que crecían en muestras de pescado en salazón (sistema de conserva que en teoría impedía el desarrollo de cualquier ser vivo). Posteriormente, en la década de 1940 se describieron los primeros microorganismos presentes en aguas ácidas. Pero fue Thomas Brock, considerado como el padre de la *extremofilia*, quien en 1972 aisló en las surgencias de aguas hidrotermales del Parque Nacional de Yellowstone el primer microorganismo multiextremófilo, capaz de desarrollarse óptimamente a temperaturas de 85 °C y pH muy ácido, con valores de entre 1 y 5: la arquea hipertermófila *Sulfolobus solfataricus*. Con ello se inició la búsqueda sistemática de microorganismos (generalmente, bacterias y arqueas) en distintos tipos de ambientes exóticos de nuestro planeta, caracterizados por poseer valores extremos de diferentes parámetros físicos (entre ellos

temperatura, presión y nivel de radiación) o químicos (como acidez y salinidad). Esto nos ha permitido conocer los amplísimos rangos fisicoquímicos en los que la vida puede desarrollarse en nuestro planeta (y quizá en otros), a pesar de que tanto los humanos como la mayor parte de las especies que nos rodean seamos *mesófilos* y muy poco tolerantes a cambios ambientales.⁵

Se han aislado microorganismos *psicrófilos* que crecen en los hielos antárticos a temperaturas cercanas a -30°C , o *hipertermófilos* en chimeneas hidrotermales submarinas con temperaturas de hasta 121°C y presiones de cientos de atmósferas. También *acidófilos* que viven en distintos tipos de aguas ácidas con valores de pH que pueden llegar hasta 0,5 o incluso a 0, y *alcalófilos* en lagos alcalinos con pH de hasta 13. Además, se han encontrado microorganismos *barófilos* desarrollándose activamente en la Fosa de Las Marianas, a presiones de más de 1.000 atmósferas; *radiotolerantes* en zonas desérticas sometidas a grandes niveles de radiación ultravioleta o resistiendo dosis de radiactividad tan altas como las presentes en el agua de refrigeración de reactores nucleares; *halófilos* en aguas de muy elevada salinidad como las de las salinas de evaporación (con hasta 300 g de NaCl por litro), resistentes a altas concentraciones de metales pesados; o incluso *xerófilos* en lugares de aridez extrema como el desierto de Atacama o los valles antárticos.

Existen algunos entornos que combinan varios parámetros extremos simultáneamente, como es el caso de las aguas del río Tinto, en el suroeste de la península Ibérica: gran acidez (pH en torno a 2 a lo largo de todo su recorrido), muy elevada concentración de metales (en concreto de Fe^{3+} , a lo que se debe su característico color de vino) y alta salinidad. Anabel López-Archilla fue pionera en la investigación de este entorno desde 1989, y a partir de entonces ha sido exhaustivamente estudiado por el grupo de Ricardo Amils. Una de las peculiaridades del río Tinto es que sus características extremas son el resultado de la propia actividad de los microorganismos que habitan en él (en concreto de las bacterias quimiolitotróficas), a diferencia de otros ambientes extremos que están originados por las particularidades geofísicas y geoquímicas de los lugares donde se encuentran. Esas condiciones extremas producidas por las bacterias han sido aprovechadas por cientos de especies de eucariotas (fundamentalmente algas y hongos) que se han adaptado a la vida en esas aguas. En la actualidad se estudia también el subsuelo del entorno del río Tinto, lo que nos está desvelando la insospechada biodiversidad que existe a varios cientos de metros de profundidad, en lo que es básicamente un mundo de pirita. El estudio de la microbiología del subsuelo constituye la última frontera para conocer la adaptabilidad de la vida en la Tierra (y potencialmente en otros planetas o satélites de interés para la astrobiología), y nos permite empezar a caracterizar lo que varios investigadores llaman ya la *biosfera oculta*.

Con ello, la conclusión general es que en todos los ambientes extremos de nuestro planeta donde se ha buscado vida, ha sido posible encontrar una amplia biodiversidad (generalmente de bacterias y arqueas, en ocasiones acompañadas por eucariotas), y también muchos virus capaces de infectar a los microorganismos presentes. Por tanto, se ha demostrado experimentalmente que los únicos requerimientos para la vida tal como la conocemos son la presencia de agua líquida (aunque sea en muy baja cantidad), de los elementos químicos necesarios para formar las biomoléculas, y de una fuente de energía utilizable. Como indica John Postgate al comienzo de su libro *Las fronteras de la vida*: «Colectivamente, los microbios abarcan todos los procesos de los que las células vivas son capaces. Se trata de una gama de capacidades enormemente más amplia que la que encontramos en los organismos superiores; en un cierto sentido, definen los límites bioquímicos de la vida terrestre». Esto demuestra que la adaptabilidad de los seres vivos a diversos ambientes es extraordinaria, lo que confiere a *la vida* en su conjunto una gran robustez: una vez iniciada y desarrollada, lo más probable es que no se extinga hasta los últimos días de nuestro planeta.

Origen y evolución de los eucariotas

Una innovación evolutiva trascendental que ocurrió, según el registro fósil, hace entre 2.000 y 1.500 Ma, fue la aparición de los organismos eucariotas. En función de criterios morfológicos se ha determinado que el eucariota más antiguo del que tenemos evidencia paleontológica sería *Grypania spiralis*, que Andrew H. Knoll y otros investigadores han identificado como un alga filamentosa pluricelular. En el último capítulo de esta sección del libro vamos a mostrar cómo pudo originarse la célula eucariótica, y qué caminos evolutivos siguieron los eucariotas en sus diversificaciones morfológicas y de modos de vida. También expondremos cómo, dentro del dominio Eucarya, parte de los hongos, todos los animales y todas las plantas desarrollaron una característica revolucionaria: la pluricelularidad.

La célula eucariótica

La comparación entre cualquier célula procariótica y eucariótica nos muestra que la segunda tiene una estructura mucho más compleja que la primera. La principal característica definitoria de la célula eucariótica es (como indica su etimología, del griego *eu*, «verdadero», y *karyon*, «núcleo») la presencia de un núcleo diferenciado y rodeado por una membrana, que contiene el DNA genómico organizado en cromosomas. Además, los eucariotas poseen una arquitectura celular basada en sistemas membranosos internos, un citoesqueleto constituido por microtúbulos formados por la proteína tubulina y microfilamentos de actina, y numerosos orgánulos sub-celulares que realizan funciones especializadas. Entre estos últimos destacan los dos directamente implicados en el metabolismo energético: las mitocondrias (en las que se realiza la respiración aerobia) y los cloroplastos (donde, en algunos eucariotas, se lleva a cabo la fotosíntesis oxigénica).

La célula eucariótica supuso una gran novedad a nivel morfológico y estructural, pero no desde el punto de vista bioquímico o metabólico: en estos aspectos todo estaba ya inventado y optimizado por las bacterias y arqueas que habían evolucionado hasta ese momento. Por tanto, las células eucarióticas en vez de *innovar* lo que hicieron fue *secuestrar* a algunos procariotas para que se encargaran de producir la energía que necesitaban. Para entender este hecho debemos preguntarnos en primer lugar si todos los eucariotas tuvieron un ancestro común, y en ese caso cuál fue su origen. Mediante comparación de secuencias génicas de eucariotas representativos de todos los linajes actuales se ha determinado que somos *monofiléticos*, es decir, sí existió un último ancestro común de todos los eucariotas, al que se ha llamado LECA (de *Last Eucaryotic Common Ancestor*). Nuestro antepasado unicelular probablemente vivió hace más de 2.000 Ma, y presentaba estructuras eucarióticas básicas como el núcleo diferenciado, membranas internas, y uno o más flagelos con los que podía moverse. También disponía de citoesqueleto, lo que entre otras funciones permitía a LECA emitir *pseudópodos*: prolongaciones de su citoplasma que pueden rodear a agregados de moléculas (o incluso a otra célula), e interiorizarlos mediante un proceso conocido como *fagocitosis*. La genómica comparativa también ha demostrado que, a diferencia de lo tradicionalmente asumido, LECA ya *tenía mitocondrias*.¹ El metabolismo de LECA era heterotrófico, y su sistema de reproducción celular presentaba mayor complejidad que el de los procariotas. En cuanto a su genoma, el grupo de Koonin propuso en 2010, tras analizar los genomas eucarióticos completos disponibles en ese momento, que LECA debió de tener al menos 4.100 genes (gran parte de los cuales serían tan complejos como los actuales, formados por varios exones e intrones). Otros autores consideran ese número demasiado bajo, y suponen que tuvo en torno a 10.000, en la línea de los protistas actuales de vida libre.



FIGURA 2.17. Representación esquemática de una célula eucariótica, en la que se muestran sus principales componentes. Desde la membrana celular se proyectan hacia el exterior, en este ejemplo, un flagelo y numerosos cilios. En la base del flagelo aparece el centrosoma (formado por dos centriolos dispuestos perpendicularmente), desde el cual se organiza la red de microtúbulos que constituye, junto con los microfilamentos, el citoesqueleto. El núcleo, dibujado en rojo, contiene el genoma de DNA (formando fibras de cromatina, que sólo se organizarán en cromosomas cuando la célula se esté dividiendo) y una estructura interna denominada nucleolo. A su alrededor se observan las cavidades del retículo endoplasmático, denominado rugoso o liso en función de que tenga o no ribosomas unidos a sus membranas. El citoplasma contiene otros orgánulos: el aparato de Golgi y una vacuola (a la derecha), dos mitocondrias, peroxisomas, vesículas y lisosomas. También aparecen ribosomas y otros agregados moleculares. Si la célula fuera vegetal mostraría además cloroplastos, así como una pared celular exterior formada por celulosa. © Eduardo Saiz Alonso.

Una vez repasadas sus características podemos preguntarnos por el origen de LECA, tema que actualmente constituye uno de los principales retos en biología evolutiva. Los estudios de Koonin y otros investigadores han mostrado que muchos genes de los eucariotas están evolutivamente relacionados con sus equivalentes procarióticos. Entre ellos existe una interesante dicotomía: los genes *informacionales* (implicados en el flujo de información genética) se parecen más a los de las arqueas, mientras que los genes *operacionales* (relacionados con el metabolismo y la organización celular) son más similares a los de las bacterias. A partir de éstos y otros datos se han propuesto diferentes hipótesis alternativas para el origen de los eucariotas por combinación de microorganismos procarióticos, entre las que hay dos más apoyadas que las demás en evidencias derivadas de la filogenia molecular y del análisis bioquímico.

El primer modelo, mantenido entre otros por el propio Koonin y por William Martin, asume que las características eucarióticas, incluyendo el citoesqueleto y la diferenciación del núcleo, comenzaron a formarse por evolución de una arquea ancestral perteneciente probablemente al superphylum TACK. Dicha arquea habría adquirido numerosos genes por transferencia génica horizontal desde otras arqueas, y en menor medida desde bacterias. En 2015, el grupo de Thijs J. G. Ettema ha descubierto un nuevo tipo de arqueas en el fondo del océano Ártico, cuyo genoma es el más parecido de todos los procariotas conocidos al genoma nuclear eucariótico. Se ha propuesto para ellas un nuevo phylum, denominado *Lokiarchaeota*, que está muy relacionado con el superphylum TACK. Por tanto, quizá el ancestro de LECA fue una arquea de dicho linaje que vivió hace unos 2.500 Ma. Con este hallazgo se pone de manifiesto que las respuestas a los interrogantes sobre nuestro origen pueden encontrarse en el fondo inexplorado de los océanos, o en cualquier otro ambiente inhóspito donde vivan arqueas aún desconocidas.

La segunda hipótesis, planteada entre otros por Moreira y López-García, propone que el núcleo eucariótico se formó a partir de la interiorización por fagocitosis de una arquea (en concreto, una metanógena del phylum *Euryarchaeota*) en el citoplasma de una bacteria (con metabolismo fermentativo y perteneciente tal vez a la clase *Deltaproteobacteria*, dentro del phylum *Proteobacteria*). Este modelo tiene la ventaja de explicar más fácilmente el origen de un núcleo delimitado por una membrana doble (aunque la arquea proto-nuclear inicialmente habría funcionado como un compartimento metabólico) y es consistente con que los fosfolípidos de la membrana celular eucariótica sean similares a los de las bacterias y no a los de las arqueas. En la base de esta hipótesis está un tipo de *simbiosis*² que genera una relación muy duradera entre las dos especies que participan en ella, dado que una queda interiorizada en la otra: la *endosimbiosis*.

La implicación de este tipo de interacción biológica en la aparición de los eucariotas ya había sido planteada hace más de un siglo, aunque únicamente para explicar el origen de dos orgánulos eucarióticos. Así, en 1905, Konstantin S. Merezhkovski propuso que las mitocondrias y los cloroplastos de la célula eucariótica se habían originado por endosimbiosis de procariotas. Tras varias décadas olvidada, esta hipótesis fue reformulada e impulsada por Lynn Margulis en 1967. Las principales evidencias que la sustentaban son que las mitocondrias y los cloroplastos tienen el tamaño y la forma de una bacteria, y que además poseen una membrana doble: la interior corresponde a la célula que entró, y la exterior a la vacuola en la que quedó encerrada dentro del hospedador. Curiosamente, lo que nos permite a los eucariotas existir sobre este planeta es que en algunas ocasiones tal proceso de fagocitosis no culminó con la digestión de la célula interiorizada, iniciándose procesos simbióticos que acabarían produciendo los orgánulos encargados del metabolismo energético en las células eucarióticas. Como Margulis expuso muy gráficamente: «La primera fusión celular, precursora de la fecundación, podría haber sido consecuencia del

canibalismo: un microorganismo se comió a otro sin digerirlo». Además de la doble membrana, mitocondrias y cloroplastos muestran tres características similares a las de los procariotas: poseen un genoma propio, disponen de una maquinaria de obtención de energía asociada a su membrana, y contienen ribosomas más parecidos a los bacterianos que a los eucarióticos.

Hoy en día, el origen endosimbiótico de estos dos orgánulos está plenamente aceptado.³ Los estudios de filogenia molecular realizados por William F. Doolittle corroboraron que las mitocondrias se originaron por endosimbiosis de una bacteria de la clase *Alfaproteobacteria* en el citoplasma de un antepasado (bien arqueano, o bien bacteriano con una arquea previamente interiorizada, como se ha indicado) de LECA. Por su parte, dado que los linajes de los eucariotas fotosintéticos no tienen un origen común, los plástidos (cloroplastos y otros orgánulos similares) se originarían mediante eventos posteriores e independientes de endosimbiosis de cianobacterias. Las endosimbiosis conllevan la transferencia al núcleo de la mayor parte de los genes del orgánulo, con lo que éste queda domesticado: su genoma se va acortando progresivamente y se hace dependiente del control nuclear, como hoy comprobamos en mitocondrias y plástidos. Además, al haber captado orgánulos especializados con los que se obtenía gran cantidad de energía, era posible seguir aumentando la complejidad celular y expandir progresivamente la longitud del genoma eucariótico, principalmente gracias a procesos de duplicación génica y por adquisición de genes mediante transferencia génica horizontal.

Al repasar los caminos seguidos durante el origen de LECA, resulta evidente que los eucariotas aparecimos como una combinación exitosa (entre las muchas que debieron de intentarse) de diferentes estrategias metabólicas y organizativas surgidas previamente en el mundo procariótico. Como hemos visto, somos el resultado de uno o dos casos sucesivos de *indigestión* ocurridos hace al menos 2.000 Ma: gracias a ello se originó por endosimbiosis tal vez el núcleo eucariótico, y con toda seguridad las mitocondrias. Además, en los linajes fotosintéticos se producirían endosimbiosis posteriores de cianobacterias. Todo esto parece el resultado de una especie de *carambola* evolutiva muy poco probable, pero recordemos que la partida de billar fue larga: quizá duró 500 Ma. En cualquier caso, por el momento no existen hipótesis mejor apoyadas por la evidencia experimental. Además, sabemos que el genoma eucariótico es una especie de mosaico formado por piezas de distintos orígenes e historias evolutivas, y probablemente los virus estuvieron muy implicados en cómo se fue montando este puzle. Con todo ello, el origen de los eucariotas es un buen ejemplo de los caminos (complejos e intrincados, basados en el tanteo y el error, con pasos dictados por la necesidad y otros fruto del azar) seguidos por la evolución para construir las entidades biológicas que son sometidas al constante escrutinio de la selección natural.

A partir de LECA se produjo, según muestra la filogenia molecular, la diversificación de cinco grandes linajes eucarióticos. Cada uno de ellos originó uno de los super-grupos eucarióticos que encontramos en nuestra biosfera: *Opisthokonta* (que incluye el reino de los animales —*Animalia* o *Metazoa*— y el de los hongos —*Fungi*—, además de varios linajes unicelulares pertenecientes al reino *Protista*), *Archaeplastidia* (formado por la mayor parte de los eucariotas fotosintéticos: el reino *Plantae*, las algas verdes y las rojas), *Amoebozoa* (las amebas y otros protistas), *Excavata* (que incluye varios grupos de protozoos y otros protistas), y el supergrupo *Stramenopila-Alveolata-Rhizaria* (formado por un gran número de linajes de protistas, entre ellos los dinoflagelados y los radiolarios). Dentro del complejo árbol de los eucariotas, que engloba una muy amplia variabilidad morfológica, los datos derivados de la comparación de genomas completos indican algo que puede parecer sorprendente: no existe un ancestro común de los organismos pluricelulares. Es decir, la pluricelularidad es un carácter *polifilético* que ha aparecido muchas veces como estrategia evolutiva a partir de diferentes eucariotas unicelulares. Casos como éste ejemplifican que mediante *convergencia evolutiva* se puede incorporar un mismo tipo de innovación exitosa en diferentes linajes, posteriormente a su separación.

Los organismos pluricelulares

Las organizaciones pluricelulares supusieron transiciones evolutivas que conllevaban cambios importantes, ya que varias células de una misma especie comenzaban a estar físicamente conectadas y a ser interdependientes. Con ello se iniciaba una etapa de diferenciación y especialización de funciones para formar distintos *tejidos*, proceso que requería ser regulado y

coordinado. En ciertos linajes eucarióticos, la pluricelularidad condujo a un sistema reproductivo *sexual*, a partir de la diferenciación entre dos tipos de líneas celulares: las reproductivas (o *germinales*) y todas las demás (llamadas *somáticas*). La fusión de genomas diferentes durante la reproducción sexual y la recombinación entre fragmentos génicos producida durante el proceso ha supuesto un mecanismo de generación de diversidad muy exitoso, que ha acelerado el ritmo evolutivo en los organismos pluricelulares.

Pero el sexo no sólo trajo consigo ventajas: este tipo de reproducción permite que en la descendencia pervivan las células germinales de los progenitores, pero como contrapartida las células somáticas de éstos se ven abocadas a la muerte. En efecto, desde el punto de vista de la información genética la generación parental ya no es necesaria una vez que ha transferido sus genomas, por lo que desaparece al cabo de un determinado período. De esta forma, algo esencial comenzó a ocurrir en nuestro planeta hace unos 1.000 Ma. Hasta entonces la reproducción de los procariotas estaba basada en la división celular o *bipartición*, un sistema en el que una célula origina dos exactamente iguales (no hay una madre y una hija, pues tras la división una es *tan joven* como la otra), lo que conduce a un aumento exponencial en el número de descendientes que es en principio ilimitado: los microorganismos no morían, salvo que se agotaran los nutrientes o se produjera algún evento catastrófico. Pero la aparición de la pluricelularidad y el sexo en distintos linajes eucarióticos suponían *el origen de la muerte* en la evolución, más de 2.500 Ma después del origen de la vida. Es decir, a pesar de lo que pueda parecernos, morir no es algo consustancial a vivir: la muerte no es una consecuencia necesaria de la vida, sino del carácter pluricelular y de la reproducción sexual que se adquirió a lo largo del Proterozoico. Ése es el precio que debemos pagar algunos seres vivos (no más del 15 % de la biodiversidad actual, en cualquier caso)⁴ por tener un tamaño mayor que una célula.

La filogenia molecular nos muestra que el ancestro común de los *Opisthokonta* sufrió ramificaciones hace más de 900 Ma, en una de las cuales se originó el ancestro común de los animales y los hongos. A partir de él, el último ancestro común de los animales estaba ya desprovisto de pared celular y vivió hace más de 750 Ma. La genómica comparativa indica que ese ancestro, pese a ser unicelular, ya presentaba numerosos genes relacionados con la multicelularidad, como los implicados en diferenciación celular, adhesión y comunicación. A partir de ese ancestro, se considera que la transición hacia la pluricelularidad se debió a una combinación de factores genéticos (relacionados con la duplicación y reciclaje de genes, así como la adquisición de nuevos sistemas de regulación de la expresión génica), ambientales (quizá debidos a los altos niveles de oxígeno ya presentes en la atmósfera, puesto que el colágeno, proteína que constituye el principal almacén estructural de los animales, se produce por metabolismo aeróbico) y ecológicos (relacionados con las presiones selectivas impuestas por los demás organismos que evolucionaban simultáneamente). La diversificación desde ese ancestro produjo una radiación de los diferentes phyla animales, de los que actualmente reconocemos más de 34.

El registro fósil disponible indica que las morfologías más antiguas claramente atribuibles a animales, en concreto a esponjas, datan de hace unos 750 Ma. La primera evidencia paleontológica de organismos pluricelulares complejos fue descubierta en 1947 por Red C. Sprigg en las colinas de Ediacara, al sur de Australia. En rocas areniscas con hasta 700 Ma de antigüedad de ese yacimiento apareció un extraordinario repertorio de metazoos (aunque quizá no todos los fósiles corresponden a animales) que mostraban una compleja diferenciación anatómica y funcional. La conocida como *fauna de Ediacara* se conserva en forma de huellas y moldes de partes blandas (la mayoría de ellos, envueltos por tapices microbianos que favorecieron su fosilización), mantenidos en una arenisca correspondiente a una zona marina poco profunda, quizá en una plataforma intermareal: es decir, podría mostrar la vida en el entorno acuático de una playa de la época.

Los curiosos animales allí presentes (posteriormente encontrados también en distintas partes del mundo, en yacimientos con antigüedades comprendidas entre los 550 y los 700 Ma)⁵ son similares a medusas, gusanos, esponjas, corales blandos o incluso hojas, con tamaños comprendidos entre menos de 1 cm y algo más de 1 m. Entre ellos, algunos como *Tribrachidium* o *Cyclomedusa* tenían morfología circular y simetría radial, mientras que otros como *Dickinsonia*, *Spriggina* o *Charniodiscus* presentaban simetría bilateral, un rasgo mayoritario en la vida animal posterior. Varios de ellos estaban recorridos por nervaduras similares a las de las hojas actuales, y mientras algunos podían desplazarse por el agua otros vivían adheridos al fondo marino por una especie de tallo grueso. Prácticamente ninguno de estos organismos tenía conchas, caparazones, pinzas o

dientes. Por tanto, a pesar de que ya habrían desarrollado órganos sensoriales, aparentemente no se producía depredación entre ellos. Ediacara nos habla, pues, de un apacible mundo de animales reptando sobre la arena o meciéndose al ritmo de las olas. Sin embargo, no perduró: tras una extinción gradual o catastrófica aún no bien comprendida, prácticamente ninguno de los más de cien géneros de organismos pluricelulares que habitaban en esa época conoció el eón Fanerozoico. El final del período Ediacárico coincide con los últimos eventos de glaciación global, registrados incluso en latitudes ecuatoriales (en inglés denominados *snowball Earth*, o Tierra en bola de nieve) y relativamente cortos, conocidos como *Glaciaciones Gaskiers* y *Marinoense* (esta última, de mayor intensidad), que finalizaron hace unos 610 y 580 Ma, respectivamente.⁶ Entre los pocos supervivientes a esas extinciones podrían estar *Spriggina* o *Parvancorina*, propuestos como posibles ancestros de los trilobites que están a punto de entrar en escena.

La Explosión cámbrica

En la denominada *Explosión cámbrica*, ocurrida hace entre 540 y 530 Ma, se originó la rápida (a escala del tiempo geológico) aparición de todos los grandes phyla biomineralizados y planes anatómicos de los organismos pluricelulares actuales.⁷ En Burgess Shale (al oeste de Canadá), Charles D. Walcott descubrió en 1909 el mejor repertorio conocido de fauna posterior a la Explosión cámbrica, con una antigüedad en este yacimiento de unos 505 Ma. En él se encontró un gran número y variedad de fósiles de invertebrados que, a diferencia de la fauna de Ediacara, en su mayoría muestran ya exoesqueletos, conchas u otras partes duras en su cuerpo. Por tanto, parecían claramente diferenciados en depredadores y presas. Entre los grupos identificados destacan animales con nombres y morfologías realmente sugerentes: artrópodos como *Anomalocaris*, *Hallucigenia*, *Opabinia* y los primeros representantes de la clase *Trilobita*, anélidos como *Hyolithellus* y *Maotianshanian*, moluscos como *Mellopegma*, *Archaeospira* y *Nectocaris*, o cordados como *Pikaia*.

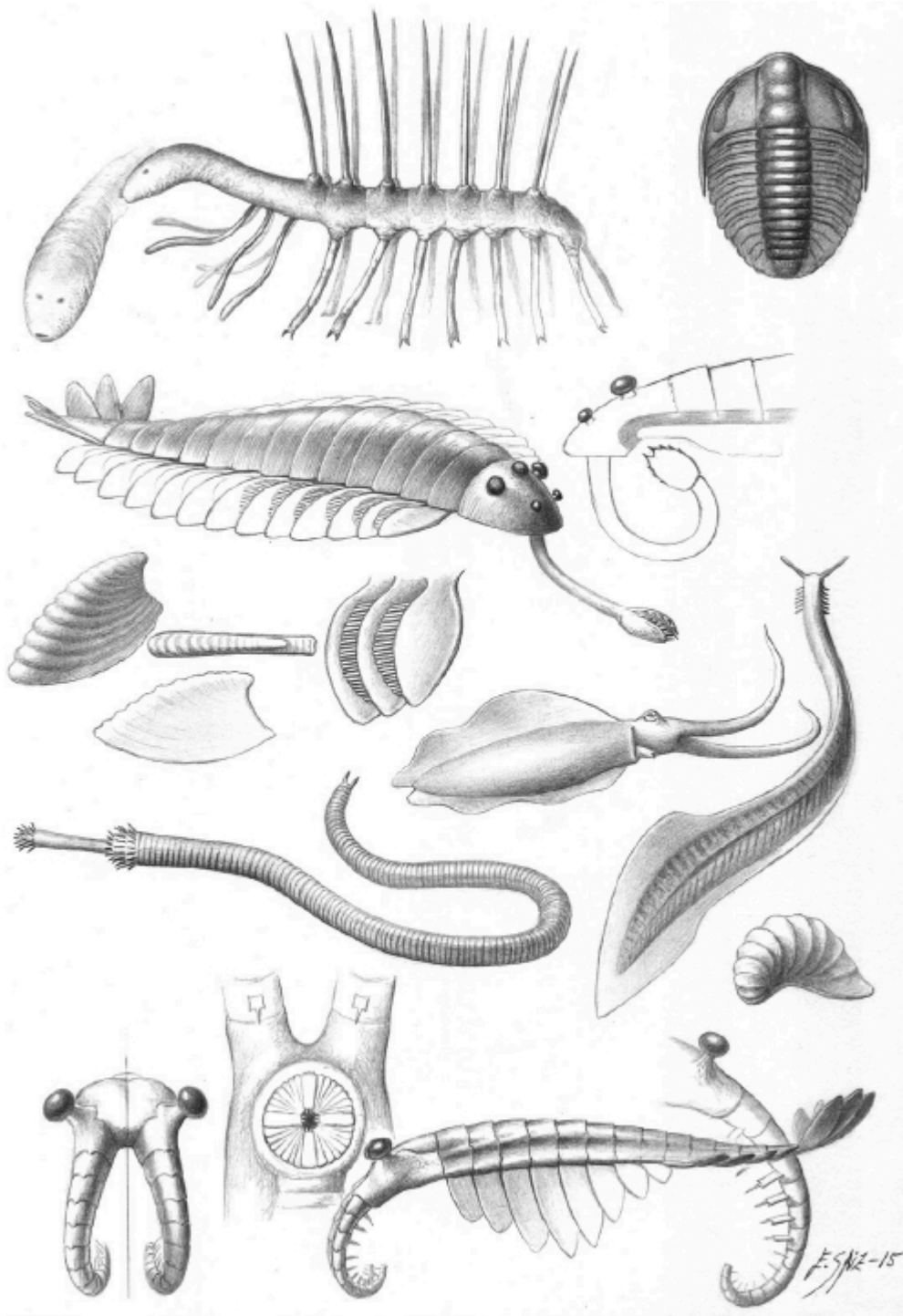


FIGURA 2.18. Esta lámina muestra una selección de los animales que, surgidos durante la Explosión cámbrica, habitaban en los mares de nuestro planeta hace entre 520 y 500 millones de años. Se han dibujado en función de la información paleontológica disponible y se incluyen detalles anatómicos en algunos casos. Los nueve ejemplos escogidos son los siguientes: *Hallucigenia* (mostrando su cabeza, con la morfología que se ha logrado determinar en 2015), un trilobite del orden *Corynexochida*, *Opabinia*, *Mellopegma*, *Nectocaris*, *Maotianshanian*, *Pikaia* (género que incluye los primeros cordados del registro fósil), *Archaeospira* y *Anomalocaris*. © Eduardo Saiz Alonso.

En diferentes yacimientos del mundo (incluyendo uno excepcional en Chengjiang, China, con antigüedad de 522 Ma y mejor preservado que Burgess Shale) se ha encontrado una enorme cantidad de fósiles de organismos biomineralizados que aparecieron tras la Explosión cámbrica. Gracias a la abundancia en el registro fósil desde esa época, a las cada vez más precisas técnicas de datación y a su correlación (no siempre fácil) con la información contenida en el genoma de los eucariotas actuales, se ha logrado establecer un detallado inventario de los diferentes grupos de especies pluricelulares que han poblado nuestro planeta en los últimos 540 Ma.⁸

Como se ha indicado, en paralelo a la evolución de los animales y del resto de linajes eucarióticos (sin olvidar, por supuesto, a los omnipresentes procariotas con los que convivían), los eucariotas fotosintéticos se habían ido originando a partir de LECA, en varios eventos

independientes de endosimbiosis de cianobacterias. Uno de ellos dio origen al ancestro común de las *Archaeplastidia*, de cuya diversificación posterior surgieron las algas rojas, las algas verdes y las plantas acuáticas. Dentro del reino *Plantae*, con paredes celulares formadas por celulosa, hace unos 450 Ma surgieron las plantas terrestres: los primeros eucariotas (se asume que los procariotas podrían haber conquistado ciertos medios continentales a partir del Proterozoico) que abandonaban el océano en el que la vida se había originado, y en cuyas aguas había evolucionado durante más de 3.000 Ma. La colonización por las plantas de la superficie emergida les obligó a adaptarse para obtener el agua y los nutrientes a través del suelo. Además, debían soportar variaciones de temperatura más bruscas entre el día y la noche, sobrevivir a eventuales períodos de sequía y protegerse de la radiación ultravioleta. Todo ello les hizo adquirir una serie de innovaciones morfológicas y funcionales, como las raíces y un sistema de pigmentos fotorreceptores más desarrollado. Desde su desembarco en tierra firme, las plantas pudieron comenzar a establecer nuevas cadenas tróficas y a incidir más directamente sobre la orografía terrestre y la química de la atmósfera. Era la época de las *Gymnospermas*, plantas productoras de semillas desnudas como las pertenecientes a la subfamilia *Pinidae* (entre ellas las coníferas, surgidas hace aproximadamente 300 Ma) y a la subclase *Ginkgoideae* (los ginkgos, aparecidos hace 270 Ma). El siguiente evento clave en la evolución de los vegetales se produciría hace unos 100 Ma, con la aparición de las plantas que tienen flores y producen frutos con semillas: las *Angiospermas*. A partir de entonces las praderas se llenaron de colores y comenzó a sonar el zumbido de las abejas.

En cuanto al reino *Fungi*, partiendo del antepasado común heterotrófico de hongos y animales del que hemos hablado, el ancestro del grupo monofilético de los hongos se distinguía por presentar una pared celular compuesta por un polisacárido diferente a la celulosa: la quitina. Su evolución produjo linajes unicelulares y pluricelulares, cuyos representantes actuales se agrupan en cinco divisiones. Morfológicamente, los hongos se pueden clasificar en *levaduriformes* (las levaduras, que presentan al menos una fase unicelular en su ciclo reproductivo) y *filamentosos* (que, entre otros, incluyen los popularmente conocidos como mohos y las setas). Se reproducen principalmente por medio de esporas, que pueden generarse asexual o sexualmente. Los hongos colonizaron tierra firme después de que lo hicieran las plantas,⁹ y desde entonces se han adaptado a condiciones muy diferentes en todo el planeta.

La Explosión cámbrica había poblado los mares de animales, entre ellos los artrópodos, crustáceos, moluscos, equinodermos y distintos grupos de gusanos acuáticos. De los artrópodos surgieron los insectos hace más de 400 Ma, que colonizaron el medio terrestre hace unos 300 Ma y con el tiempo llegarían a convertirse en la clase más exitosa y variada de todo el reino animal. Pero al comienzo del Cámbrico también habían aparecido unos animales como *Pikaia*, cuya dotación genética les permitía mostrar un nuevo tipo de morfología y organización anatómica, basada en la presencia de una espina dorsal longitudinal y un esqueleto cartilaginoso que les proporcionaba rigidez estructural y gran movilidad. Se trataba de los *cordados*, en los que estamos englobados todos los *vertebrados* posteriores. Entre ellos surgieron inicialmente los *peces*, siendo *Astraspis* el primero del que se tiene constancia paleontológica. Este pez carecía de aletas y mandíbulas, y succionaba los fondos marinos de nuestro planeta hace ya unos 500 Ma. Posteriormente el esqueleto cartilaginoso de algunos peces sufrió procesos de mineralización, con lo que se formaron los huesos.

El sueño del pez ancestral

El esqueleto óseo es más resistente que el cartilaginoso y permite soportar el peso del propio organismo fuera del agua, donde la vida está sometida a la acción de la gravedad. Gracias a ello algunos peces óseos pudieron evolucionar, hace unos 370 Ma, hacia animales capaces de vivir tanto dentro como fuera del agua, los *anfibios*. En los peces, como medio de reproducción había surgido el *huevo*, una estructura capaz de proteger (en un medio acuoso compartimentado) y alimentar al embrión hasta el momento de su nacimiento. Inicialmente los huevos maduraban de forma extracorporal, en el medio acuático. En los anfibios, para lograr una protección máxima se fue pasando a sistemas con un desarrollo completo del huevo en el interior de la hembra. Además, en ellos las aletas se fueron transformando en cuatro extremidades con las que podían caminar con más facilidad fuera del agua.

Como descendientes de los anfibios, y ya con una forma de fertilización interna, surgieron hace unos 310 Ma los *reptiles*. La mayor parte de ellos estaban perfectamente adaptados a la vida terrestre en el súper-continente Pangea,¹⁰ aunque otros eran acuáticos. Estos animales tuvieron mucho éxito adaptativo, colonizaron diferentes nichos ecológicos e incrementaron su diversidad progresivamente. Entre ellos, durante el período Triásico surgió un grupo cuyo primer esqueleto fósil conocido tiene una antigüedad de 231 Ma: los dinosaurios. Estos animales dominaron nuestro planeta durante todo el Jurásico y el Cretácico, y algunos de ellos fueron aumentando su tamaño hasta llegar a pesar más de 50 toneladas. Colonizaron la tierra, el mar y (mediante importantes cambios morfológicos y una disminución en la densidad del esqueleto en los pterosaurios) el aire. Posteriormente, otro evento de diversificación importante se produjo a partir de un grupo de pequeños dinosaurios terópodos, que eran terrestres, bípedos y carnívoros, y los cuales (como ocurría en otros grupos de dinosaurios) ya poseían *plumas* derivadas de alteraciones morfológicas en sus escamas. En ellos, por transformación de sus extremidades anteriores en alas, surgieron las *aves* hace unos 150 Ma, siendo *Archaeopteryx* la primera de la que existe evidencia fósil.

Los dinosaurios fueron criaturas impresionantes. No obstante, no debemos olvidar que, remontándonos por ejemplo hasta hace 150 Ma, en el Jurásico superior, la despiadada pelea entre un feroz *Allosaurus* y el acorazado *Stegosaurus* al que quería devorar era posible porque tanto el carnívoro como el herbívoro tenían unos metabolismos muy activos que movilizaban grandes cantidades de ATP, la misma moneda energética que utilizamos todos los habitantes de este planeta desde el origen de la vida, a partir de aquel lejano acoplamiento entre la membrana y el metabolismo en las primeras proto-células. También podemos pensar que hace algo menos de 110 Ma, ya en el Cretácico superior, las hojas de las enormes coníferas que un *Argentinosaurus* de 70 toneladas y 30 metros de largo tragaba sin masticar durante todo el día en los bosques de la actual Patagonia eran metabolizadas en sus inmensos aparatos digestivos por bacterias de tan sólo una micra de longitud. Es decir, a pesar de que los dinosaurios nos producen una fascinación proporcional a su tamaño, al observar sus esqueletos fosilizados debemos reflexionar principalmente sobre la continuidad y la fuerza de la evolución, iniciada durante la infancia de nuestro planeta, que en una de sus múltiples ramas llevó a la aparición de esos gigantescos reptiles.

De hecho, precisamente en sus características moleculares se escondía una amenaza. En todos los animales, nuestra complejidad morfológica es elevada, pero a nivel metabólico estamos muy especializados. La dependencia de un estrecho rango de nutrientes, así como los muy limitados márgenes fisicoquímicos entre los que es posible nuestra vida, nos hace especialmente vulnerables a cambios climáticos, alteraciones ecológicas o eventos catastróficos. Y esto es especialmente grave en animales de gran tamaño, puesto que necesitan ingerir una enorme cantidad de biomasa.

Y la amenaza se materializó en forma de un inmenso meteorito, de unos 10 km de diámetro, que llegó a nuestro planeta a 70.000 km/h e impactó en Chicxulub (Yucatán, México) hace 65,5 Ma. Los principales efectos de esta colisión fueron un gran calentamiento de la superficie del planeta, la proliferación de incendios y tsunamis, y la formación de nubes muy persistentes de polvo y tierra en suspensión, que además de tóxicas eran opacas a la luz del Sol. Ésta se considera la causa más probable de la extinción masiva ocurrida a finales del Cretácico. En ella desapareció gran parte de las especies pluricelulares terrestres y marinas, incluyendo la totalidad de los dinosaurios, que habían dominado nuestro planeta durante más de 160 Ma. Tras su inesperado final (el azar, una vez más, protagonista de la evolución), otros grupos de animales, de tamaño mucho menor y probablemente menos sensibles a tal catástrofe ambiental, fueron imponiéndose.

Entre ellos se encontraban los *mamíferos*, que habían surgido hace unos 220 Ma. Sus primeros representantes fueron ovíparos, como los ornitorrincos y equidnas actuales. Pero hace aproximadamente 150 Ma se produjeron, en al menos uno de los linajes de mamíferos, varios cambios evolutivos gracias a los cuales una de las membranas internas de la cáscara del huevo acabó generando la *placenta*, base de la reproducción vivípara. Merece la pena destacar que uno de los genes fundamentales para la formación de la placenta llegó a nuestro ancestro gracias a otra casualidad, al ser infectado por un retrovirus cuyo genoma había adquirido previamente dicho gen. Hasta el ocaso de los dinosaurios, la mayor parte de los mamíferos no habían sobrepasado el tamaño de una rata o de una ardilla. Pero el nuevo escenario surgido hace 65,5 Ma permitió a estos animales de sangre caliente diversificarse, aumentar de tamaño y colonizar diferentes nichos ecológicos.

Para terminar esta segunda sección del libro merece la pena recordar otra de las sugerentes

reflexiones que nos dejó Jacques L. Monod en *El azar y la necesidad*: «Si los vertebrados tetrápodos han aparecido y han podido dar la maravillosa expansión que representan los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos, es porque, en el origen, un pez primitivo “eligió” ir a explorar la tierra donde no podía, sin embargo, desplazarse más que saltando dificultosamente. Él creó así, como consecuencia de una modificación del comportamiento, la presión de selección que debía dar lugar al desarrollo de los poderosos miembros de los tetrápodos. Entre los descendientes de este explorador audaz, este Magallanes de la evolución, algunos pueden correr a más de 70 km por hora, otros trepan a los árboles con sorprendente agilidad, otros, en fin, han conquistado el aire, cumpliendo, prolongando, amplificando de modo prodigioso el “sueño” del pez ancestral».

Entre los múltiples descendientes de ese pez ancestral que conquistó tierra firme, entre los hijos de *Astrapis* y de *Pikaia*, de LECA y de LUCA, de las proto-células que comenzaron a reproducirse, de los primeros polímeros y monómeros biológicos, de las moléculas orgánicas más sencillas y de los gases de nuestra atmósfera primitiva... entre los herederos de esa trayectoria evolutiva que hunde sus raíces en los orígenes químicos de los seres vivos, hace aproximadamente 70 Ma comenzaron a saltar sobre una de las múltiples ramas del árbol de la vida unos pequeños mamíferos: los *primates*.

Los humanos

José María Bermúdez de Castro

Esta tierra es uno de los raros lugares del cosmos donde la mente ha florecido. El hombre es un producto de casi tres mil millones de años de evolución, en cuya persona el proceso evolutivo por fin ha tomado conciencia de sí mismo y de sus posibilidades. Le guste o no, él es responsable de toda la evolución ulterior de nuestro planeta.

JULIAN HUXLEY

Preludio

En la segunda sección de este libro hemos conocido el origen y diversidad de los seres vivos. Los humanos actuales formamos parte de esa diversidad y sólo nosotros hemos llegado a ser capaces de hacernos preguntas acerca del origen del Universo, el origen de la vida y sobre nosotros mismos. Pertenecemos al orden *Primates* (en latín, «los primeros»). En 1758 el naturalista sueco Carl Linneo bautizó con ese nombre a todas las especies de mamíferos semejantes a nosotros, siguiendo la tradición antropocéntrica todavía imperante en su tiempo. Linneo no se planteó en ningún momento la posibilidad de que aquellas especies tuvieran siquiera una leve relación con nosotros. La teoría evolutiva de Charles R. Darwin y Alfred Russel Wallace aún tardaría un siglo en formularse. Pero la mente brillante de Linneo reparó en las similitudes que nos unen a las especies vivas de primates y nos clasificó con ellos. Linneo no fue capaz de encontrar evidencias orgánicas para situarnos en algún grupo distinto y privilegiado, como hubiera sido del gusto de la sociedad de entonces.

Para muchos especialistas, el reloj molecular marca una hora entre 74 y 63 Ma para el origen de los primates, en el límite entre el Cretácico y el Cenozoico. Algunos estudios moleculares llegan hasta los 85 Ma. De ser así, faltaban nada menos que 20 Ma para la «hora geológica» que señala la desaparición de los grandes dinosaurios del planeta. Si queremos hacernos una idea del aspecto de los primeros primates, baste con decir que los mamíferos de aquella remota época más próximos a nuestra genealogía eran los antepasados de los roedores y de los lagomorfos (conejos y liebres). El registro fósil de los primates tiene datos de los inicios del Eoceno, hace unos 56 Ma. Con muchas reservas, algunos investigadores han asignado los primeros restos fósiles conocidos de un primate al género *Plesiadapis*. Otros científicos apuestan por especímenes fósiles atribuidos, entre otros, a los géneros *Teilhardina*, *Altanius*, *Cantius* o *Archicebus*, todos ellos datados también en fechas de comienzos del Eoceno. Con independencia de si *Plesiadapis* representa o no al grupo de los primates, su reconstrucción nos recuerda a una ardilla estilizada, de patas largas y con los ojos todavía situados en posición lateral. Enseguida llegaría la migración de los ojos hacia una posición frontal y la visión binocular, casi siempre en color. Éste es uno de los caracteres propios de los primates, que se suma a una combinación única de rasgos entre los mamíferos placentados. Durante su evolución, los primates han mantenido caracteres primitivos, como la presencia de cinco dedos y una dentición poco especializada, generalmente de dientes bunodontos, provistos de cúspides redondeadas, aptas para el consumo de una dieta omnívora. Los primates también han evolucionado hacia la pérdida de garras en los dedos y su sustitución por uñas planas, la disminución del hocico o el incremento del cerebro y en particular del córtex cerebral. Pero no se trata aquí de estudiar la diversidad de los primates y sus caracteres, sino de entender que los seres humanos pertenecemos a un grupo de mamíferos muy particular, con una larga historia evolutiva compleja y repleta de especies extinguidas. La mayor parte de las genealogías de primates ha llegado hasta la actualidad y están repartidas por América, África y Eurasia.

Como bien podemos imaginar, la clasificación de los primates ha ido variando a lo largo de los años. La mejora en las observaciones de las especies vivas y de los fósiles, así como el estudio del DNA, ha contribuido a mejorar esa clasificación. En la actualidad, los primates incluyen dos subórdenes: estrepsirrinos (*Strepsirrhini*) y haplorrinos (*Haplorrhini*). Según nos revelan los análisis moleculares, estos dos grupos divergieron casi desde los comienzos de la historia evolutiva de los primates. Los estrepsirrinos se caracterizan por su hocico húmedo, que conecta con la boca y está recubierto por una membrana (el rinario). Este suborden incluye a los lorísidos, lemúridos y galagos. Los haplorrinos carecen de rinario, su nariz no está conectada con la boca (nariz seca) y tampoco poseen virbrisas a ambos lados del hocico, como se observa en los primates estrepsirrinos. Los análisis moleculares también sugieren una rápida separación de los estrepsirrinos en dos infraórdenes: *Tarsiiformes* y *Simiiformes*. Este hecho habría sucedido durante el Paleoceno, hace

unos 58 Ma. En otras palabras, el florecimiento de los primates en sus diferentes linajes pudo ser un evento extremadamente veloz en términos geológicos.

Nos interesa conocer algo más sobre los simiiformes, porque ellos nos conducirán hacia nuestro origen. Este grupo divergió hace unos 40 Ma, cuando parte de ellos (*Platyrrhini*) colonizó América del Sur desde África, un evento muy complejo de explicar y sobre el que se han postulado varias hipótesis. El grupo de los platirrinios (monos del Nuevo Mundo), las familias de los calitricidos, cébidos, aotidos, pitécidos y atélidos, son primates de talla pequeña, colas largas y prensiles y hocicos achatados, con narinas (fosas nasales) en posición lateral. El otro grupo (*Catarrhini*) se quedó en África y colonizó Eurasia en los inicios del Mioceno, hace unos 23 Ma. Las narinas de los catarrinos se abren hacia abajo y están separadas por un tabique nasal. Este grupo se conoce como los monos del Viejo Mundo y sus representantes vivos están incluidos en las familias de los cercopitécidos, hilobátidos y homínidos. En esta última (*Hominidae*) ya nos encontramos con los orangutanes, gorilas y chimpancés, nuestros parientes más próximos tanto desde el punto de vista del tiempo geológico como de las diferencias entre nuestros respectivos genomas.

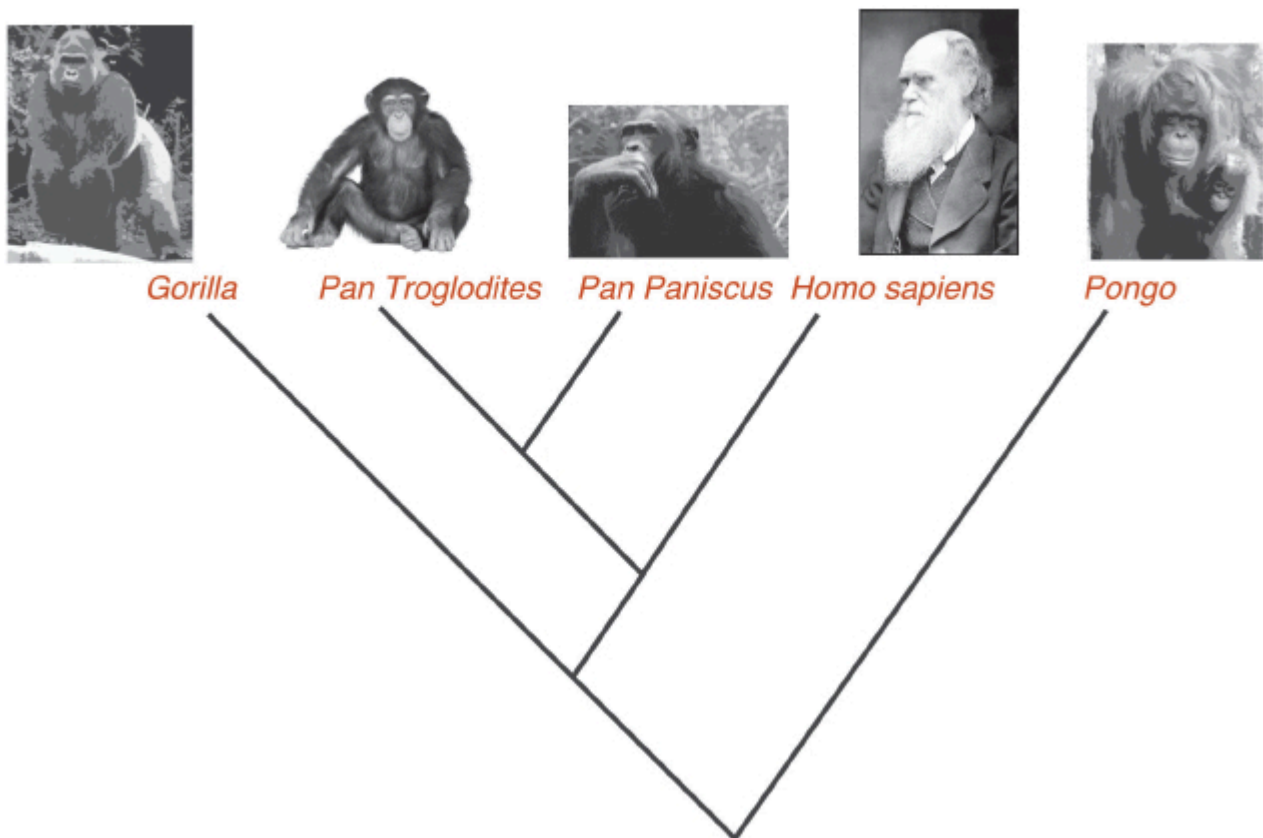


FIGURA 3.1. La familia Hominidae (homínidos) incluye cuatro géneros con representantes actuales: *Gorilla*, *Homo*, *Pan* y *Pongo*. El genoma de las siete especies reconocidas en estos cuatro géneros presenta una gran similitud, evidenciando una divergencia relativamente reciente entre ellas. Los humanos actuales compartimos un antecesor común con el linaje de los chimpancés, los simios antropoideos más próximos a nosotros en términos evolutivos.

© Susana Sarmiento

La evolución humana podría describirse como un libro al que le faltan el 98 % de sus páginas. Quizá lo más decepcionante es que no tenemos el prólogo y que de los primeros capítulos apenas quedan algunas frases inconexas. No sabemos cómo empieza la historia y tenemos que realizar un tremendo esfuerzo de imaginación para reconstruir el escenario evolutivo, así como los intérpretes que representaron el primer acto de la historia de la genealogía humana. Las inferencias realizadas por los genetistas al comparar el genoma de *Homo sapiens* (los humanos modernos) y el de *Pan troglodytes* (una de las especies de chimpancé) sugieren que compartimos un antecesor común, que vivió en África a finales del Mioceno¹ hace entre 7 y 6 Ma. Se sabe bien que antes de alcanzar el límite temporal de los 8 Ma la mayor parte de África estuvo cubierta de bosques y sólo después comenzó una progresiva deforestación de ciertas regiones. A finales del Mioceno el este del continente comenzó a enfriarse y a cambiar su paisaje por efecto de la elevación del Gran Valle del Rift (ver capítulo «Allegro ma non troppo»). El antecesor común de humanos y chimpancés tuvo que vivir en el ambiente boscoso de algún recóndito lugar del continente africano. La presencia de selvas en la regiones más cálidas y húmedas de África evitó la conservación de las evidencias fósiles que necesitamos para contrastar cualquier hipótesis sobre lo que sucedió en esa época: ¿qué aspecto tenía el antecesor común?, ¿cómo era su biología?, ¿cuál era su forma de locomoción?

Esta última pregunta es esencial, puesto que la primera y gran diferencia entre los miembros de las dos genealogías es la manera en la que unos y otros nos movemos en nuestros desplazamientos. Los chimpancés son cuadrúpedos, aunque sean capaces de mantenerse erguidos durante breves lapsos de tiempo. La arquitectura de su esqueleto está preparada para trepar con facilidad, pero utilizan las cuatro extremidades cuando quieren avanzar por el suelo a gran velocidad. El uso de los nudillos durante la locomoción es característico de los chimpancés y de los gorilas. Sin embargo, los miembros de la genealogía humana caminamos erguidos y somos bípedos. Las especies más antiguas de nuestro linaje descritas hasta la fecha parece que caminaban sobre las piernas, aunque conservaron adaptaciones para trepar con facilidad.

No sabemos cómo se desplazaba nuestro antepasado común. No tenemos ni una sola evidencia. Los medios húmedos y boscosos reciclan la materia orgánica con extrema rapidez y en estas regiones apenas existen lugares proclives a la fosilización de los seres vivos. Siendo así, apenas nos han quedado algunos datos aislados para obtener información sobre los homínidos² de finales del Mioceno. La noticia del siglo en evolución humana sería sin duda el hallazgo de un esqueleto de nuestro antepasado común con los chimpancés y, en particular, de su pelvis. Podríamos entender entonces cómo se produjo la transición entre la marcha cuadrúpeda y la marcha bípeda sin comprometer la viabilidad de la especie que dio lugar a las dos genealogías. Mientras llega ese momento seguiremos proponiendo hipótesis. La forma de locomoción de los chimpancés podría ser derivada y exclusiva de estos primates, de acuerdo con las investigaciones de expertos como Tracy Kivell y Daniel Schmitt. No podemos asumir sin más que nuestro antepasado común se desplazaba igual que los chimpancés, pero tampoco podemos asegurar que fuera bípedo. En este último caso, los chimpancés habrían perdido la facultad de caminar sólo con las extremidades inferiores en el transcurso de su evolución. En mi opinión, la hipótesis más parsimoniosa³ supone asumir un antepasado común cuadrúpedo y con adaptaciones muy evidentes para trepar y moverse con facilidad en un medio de bosque cerrado.

Arquitectura en movimiento

Como suele suceder con los cambios evolutivos de gran trascendencia, nos preguntamos por los motivos que nos llevaron a ser primates bípedos. Pero antes de seguir adelante tenemos que conocer algunos aspectos de la arquitectura y la biomecánica de la marcha cuadrúpeda de los

simios antropoideos y del bipedismo de los seres humanos. No profundizaremos en detalles anatómicos que, por sí mismos, ya serían motivo de una monografía especializada. Cuando comparamos la forma de la pelvis (donde residen los secretos que explican el modo de desplazarnos) de un chimpancé o de un gorila con la de *Homo sapiens*, nos parece imposible que hayamos dado un salto anatómico tan impresionante sin pasar por situaciones intermedias. O caminas como lo hace un gorila y un chimpancé, o lo haces como nosotros. Otras formas de moverse, intermedias entre la de unos y otros, se nos antojan poco o nada eficaces, cuando no imposibles. Éste es un error muy común en las ilustraciones de nuestros ancestros, que aparecen encorvados y en posiciones de locomoción que nunca han existido. La evolución construye nuestros cuerpos para funcionar del modo más eficiente en el medio que nos rodea. De no ser así nos extinguiríamos sin remedio.

La genética nos explica que no son necesarios muchos cambios (mutaciones o reordenamientos genéticos) en el DNA para lograr un resultado llamativo. Las modificaciones en los genes reguladores son capaces de producir una cascada de cambios en otros genes, que intervienen en un programa de desarrollo determinado. Una única mutación puede alterar el programa y producir un resultado final muy diferente. Quizá el bipedismo fue consecuencia de cambios en determinados genes reguladores. El hecho de que a comienzos de este siglo se haya descifrado la secuencia del genoma humano nos sugiere que pronto tendremos respuestas concretas sobre esta cuestión. De momento vamos a intentar describir los cambios que consideramos necesarios para pasar de un primate cuadrúpedo a un primate bípedo.

El íleon de las pelvis de los simios antropoideos es largo y estrecho, con un ala ilíaca casi plana. Por el contrario, nuestro íleon es corto, muy ancho y fuertemente curvado para formar parte del anillo pélvico óseo que nos caracteriza ¿Qué se consiguió con este cambio? Los tres músculos que impulsan a los chimpancés hacia adelante (aductores) son el glúteo mayor, el glúteo medio y el glúteo menor, que se insertan en el ala ilíaca y tienen su origen en diferentes regiones del fémur. Los tres músculos actúan al unísono cuando estos animales caminan o corren a toda velocidad, pero son incapaces de sostener a nuestros parientes cuando éstos se ponen en pie. Los chimpancés pueden caminar algunos metros en posición erguida, pero lo hacen con mucha torpeza. En los homínidos bípedos, la mayor anchura del ala ilíaca cambió el lugar de inserción de los glúteos mediano y menor, que se desplazaron desde atrás hacia ambos lados del cuerpo. Con este simple cambio, los dos músculos modificaron su función. En *Homo sapiens* nos impulsamos gracias al esfuerzo de aducción del glúteo mayor, pero los glúteos mediano y menor son abductores y se tensan cada vez que levantamos alternativamente las piernas para caminar, impidiendo que nos caigamos cuando sólo estamos apoyados en una de las dos piernas. Los glúteos de simios y humanos son los mismos, pero su función ha cambiado. Cuando nuestros ancianos pierden el tono muscular de los glúteos también necesitan el apoyo de un bastón para poder mantenerse en pie y caminar.

Por otro lado, nuestro hueso sacro es notablemente más ancho que en los simios antropoideos y el anillo pélvico tiene una forma diferente. Además, en nuestra especie los huesos púbicos son cortos y anchos y el isquion también ha experimentado una reducción significativa (la disposición geométrica de los tres huesos de la pelvis y la anchura del hueso sacro tiene relación con el parto, del que hablaremos en otro capítulo). Una diferencia adicional importante entre los simios y nosotros interesa a la musculatura que se inserta en el isquion y se origina en el fémur, la tibia y el peroné. Se trata de los músculos isquiotibiales, bíceps femoral, semitendinoso y semimembranoso, que forman la masa muscular de la cara interna de la pierna. Estos músculos son fundamentales cuando hacemos deporte, saltamos o bailamos, pero su función principal en la marcha consiste en extender la cadera y flexionar la rodilla. Estas funciones tienen un límite en nuestra especie porque somos bípedos, mientras que en los simios no sucede lo mismo. Estos primates son capaces de una mayor flexión de la cadera, lo que les permite trepar con enorme facilidad. No obstante, conviene recordar en este punto que Vivek Venkatamaran y su equipo han observado las costumbres trepadoras de las tribus Twa de las regiones ecuatoriales de África central. Los miembros de estas tribus son capaces de trepar a los árboles flexionando la cadera más de 45 grados, superando con creces las habilidades de cualquiera de nosotros y demostrando la «convivencia» entre la bipedestación y la posibilidad de trepar con enorme facilidad, aunque no dispongamos de elementos anatómicos propios de las especies genuinamente trepadoras.

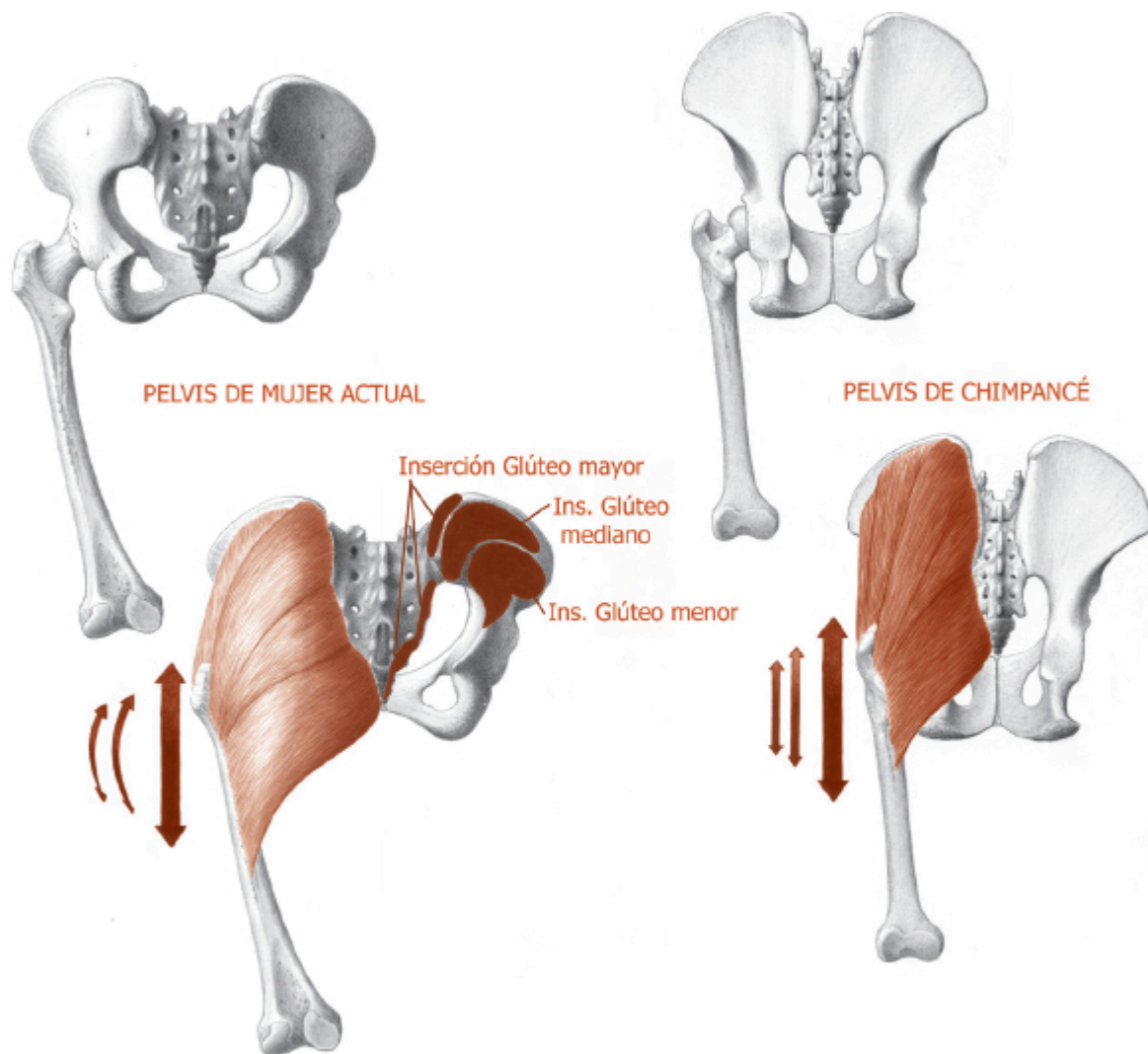


FIGURA 3.2. El bipedismo ha conllevado cambios anatómicos importantes en todo el cuerpo y en particular en los huesos y músculos, que nos mantienen erguidos. En lo que concierne al esqueleto, el registro fósil permite averiguar la forma de locomoción gracias a la morfología de los huesos, adaptados para cumplir su misión. Además, los huesos presentan claros indicios para averiguar el origen y la inserción de los músculos. Con esta información podemos averiguar la función de cada uno de ellos (abducción, aducción, flexión, extensión) y hacernos una buena idea de cualquier especie viva en movimiento. © Eduardo Saiz Alonso

En cualquier caso, las diferencias anatómicas descritas en los párrafos anteriores no son triviales. La geometría de la pelvis de un simio es muy diferente a la nuestra. Se necesitan cambios profundos, imprescindibles para caminar de una u otra forma. Es necesario insistir en que no se pudo pasar por situaciones intermedias, poco o nada eficaces, sin comprometer la supervivencia de las especies y menos en campo abierto. La pelvis de los australopitecos, mucho más próximos en el tiempo al antecesor común que a nosotros, tiene todas las características biomecánicas y arquitectónicas necesarias para que aquellos homínidos caminaran de forma bípeda. Parece obvio que los cambios tuvieron que suceder en un medio carente del peligro que suponían los predadores y en un tiempo relativamente breve.

Nuestros pies también han experimentado un cambio muy notable. Aunque los ardiritecos tenían un pie diferente del nuestro (ver más adelante) las huellas de Laetoli, en Tanzania, demuestran que hace 3,7 Ma la forma del pie de los homínidos ya era similar a la de *Homo sapiens*. El pie humano ha tenido que modificarse para soportar todo el peso del cuerpo, dejando atrás la posibilidad de una gran capacidad para la flexión, que permite habilidades trepadoras: hemos tenido que «construir» dos verdaderas plataformas, que pueden soportar un cuerpo situado en posición vertical y ayudar a impulsar nuestro desplazamiento; desde hace al menos 3,7 Ma tenemos un primer dedo (hallux) alineado con los demás dedos; también disponemos de tres arcos plantares característicos: dos de ellos tienen una disposición longitudinal, el interno es más alto que el externo, y el arco transversal está formado por los huesos metatarsianos. La bóveda plantar formada por estos arcos tiene tres puntos de apoyo: las cabezas de primer y quinto metatarsiano y la tuberosidad del calcáneo. Esta bóveda proporciona estabilidad y resistencia, disipa las fuertes

cargas que se ejercen sobre el pie y economiza energía cuando caminamos o corremos.

Por otro lado, el pie debe su movimiento a músculos extensores y flexores. Los primeros están situados en la parte posterior de la pierna (sóleo, gastrocnemios y plantar delgado), que se unen en el tendón de Aquiles. Éste, a su vez, se une al hueso calcáneo. Con la acción de estos músculos movemos el pie hacia abajo. Los músculos flexores están situados en la parte anterior de la pierna (tibial anterior y extensores de los dedos), que permiten el movimiento del pie hacia arriba. Los músculos elevadores permiten el giro del pie hacia dentro y hacia fuera. En definitiva, los pies tienen un juego de movimientos muy completo, acorde con su función. Si la bipedestación liberó las manos, también encadenó los pies a una función básica y esencial: la locomoción bípeda.

La planta del pie por debajo del hueso calcáneo (talón) está cubierto por una gruesa capa de tejido conectivo subcutáneo formado por fibras de colágeno, que contiene cámaras de presión. Este tejido tan especial actúa como amortiguador del impacto del pie contra el suelo cuando soporta todo el peso del cuerpo. En realidad, la tecnología de las zapatillas de los corredores de marcha no hace sino imitar la naturaleza con sus cámaras de aire incorporadas.

El peso del cuerpo, tanto en posición estática como durante la marcha, llega hasta el tobillo, formado por el astrágalo y las epífisis de peroné y de la tibia, y hasta el calcáneo. Desde estos elementos óseos la carga llega hasta los dedos de los pies siguiendo ejes externos e internos. El conjunto soporta las enormes cargas que se ejercen sobre el pie y actúa como amortiguador durante la marcha. Además, el pie tiene una función motora, impulsando el cuerpo hacia delante, y una función de equilibrio fundamentada sobre todo en los elementos óseos y ligamentos del tobillo. En definitiva, el pie de *Homo sapiens* y el de todos nuestros antepasados representa un conjunto de huesos, músculos y ligamentos extraordinariamente especializado y muy distinto de las patas traseras de los mamíferos.

¿Por qué somos bípedos?

Por supuesto, los expertos se han aplicado en ofrecer hipótesis para explicar el origen del bipedismo. Las propuestas han ido cambiando a medida que se realizaban nuevos hallazgos y se tenía un mejor control del marco cronológico. La hipótesis de un primate que se levantó sobre sus piernas para ganar en estatura, visualizando así las presas en las sabanas por encima de la altura de las diferentes especies de gramíneas (que pueden alcanzar o superar los dos metros) se quedó en una simple anécdota. En cambio, la propuesta en los años 1960 y 1970 por Owen Lovejoy o Robert Ardrey, entre otros, que incidía en las ventajas que habría supuesto disponer de las manos para fabricar y transportar objetos, tuvo mucha aceptación y resistió algo más de una década. Se asumía que la bipedestación habría surgido como respuesta a la necesidad de liberar las manos. La presión selectiva capaz de generalizar esta forma de locomoción estaría, pues, en la tecnología y, como una consecuencia adicional favorable, la posibilidad de transportar a las crías o llevar comida a otros miembros del grupo habría reforzado la bipedestación.

Sin embargo, los hallazgos realizados por Donald Johanson y Timothy White en el yacimiento de Hadar (Etiopía) durante la década de 1970 permitieron rechazar esta hipótesis. Los dos investigadores reunieron una extraordinaria colección de fósiles, que ellos mismos bautizaron con el nombre de *Australopithecus afarensis*. Además, en 1976 Mary Leakey y Richard Hay descubrieron huellas de homínidos bípedos en el yacimiento de Laetoli (Tanzania), posiblemente pertenecientes a la misma especie, cuya antigüedad alcanzaba hasta 3,8 Ma. El estudio de la anatomía de *Australopithecus afarensis* certificó sin ningún género de duda que hace más de 3 Ma estos homínidos habían caminado erguidos. Por el contrario, en aquellos años no existían datos fehacientes para argumentar que esta especie había fabricado herramientas. Aunque *Australopithecus afarensis* disponía todavía de algunas adaptaciones para trepar con facilidad: su pelvis, la posición del foramen magno⁴ en posición basal, el ángulo formado entre los respectivos ejes del fémur y la tibia y la propia morfología de la planta del pie, reflejada en las huellas de Laetoli, indicaban que esta especie fue bípeda. Su cronología, estimada en la actualidad entre 3 y casi 4 Ma, retrasó la adquisición de esta forma habitual de locomoción nada menos que en un millón de años.

Descartada la hipótesis del uso de las manos «liberadas» de la locomoción, y sabiendo que los australopitecos del este de África vivieron en ambientes de sabana, Peter Wheeler pensó entonces

en las posibles ventajas o desventajas de un primate bípedo sometido a los rigores climáticos de ambientes carentes de la protección de la cobertura vegetal. Tras un exhaustivo estudio sobre la fisiología de la termorregulación, Wheeler concluyó que un primate bípedo puede ser más eficiente que un cuadrúpedo desde el punto de vista de la regulación de su temperatura corporal en los ambientes abiertos tropicales y subtropicales. A ras del suelo el aire es más cálido y está en calma. Los cuadrúpedos exponen más superficie corporal a la intemperie y pierden por ello más cantidad de agua. En consecuencia, un primate bípedo necesita menos alimentos y menos agua para desplazarse, aunque lo haga con menor rapidez que un cuadrúpedo a la carrera. Duncan Mitchell y sus colaboradores pensaron entonces en los babuinos (*Papio hamadryas*), que también habitan en las sabanas del este de África y son cuadrúpedos. Tras laboriosos experimentos, Mitchell y su equipo de trabajo demostraron que estos primates resisten muy bien la vida en las sabanas, salvo cuando el agua escasea. Sin embargo, Mitchell y colaboradores no cuestionaron abiertamente las ideas de Wheeler, sino que las apoyaron con la idea de que las manos libres de los homínidos podrían haber sido utilizadas para transportar agua en momentos de escasez. Pero no todos los investigadores han sido tan complacientes con la hipótesis de Wheeler. George Chaplin y su equipo también han realizado experimentos complejos, en los que demuestran una eficacia energética similar en los ambientes abiertos y cálidos de las sabanas africanas, tanto si eres bípedo como cuadrúpedo. Otro tanto podemos decir de los trabajos realizados por Karen Steudel-Numbers sobre los costes energéticos que conlleva la locomoción. Su conclusión sugiere que la bipedestación no es más eficiente que la locomoción cuadrúpeda. Michael Sockol y sus colaboradores llegaron a una conclusión distinta, tras sus experimentos sobre los requerimientos energéticos de chimpancés y humanos. La marcha bípeda requiere un 75 % menos de energía que la marcha cuadrúpeda, un descenso atribuible a la forma de nuestra cadera y a la longitud de los miembros inferiores. Si conociéramos la anatomía del antepasado común de humanos y chimpancés podríamos comparar los resultados de todas estas investigaciones y nos aproximaríamos a la solución del problema. Por el momento, dejaremos el tema abierto y analizaremos otros argumentos.

Cuando Wheeler publicó sus trabajos, allá por la década de 1990, en África se producían nuevos hallazgos de homínidos todavía más antiguos que los propios australopitecos. Timothy White y un extenso equipo de colaboradores comenzaron a obtener fósiles de una nueva especie en yacimientos de Etiopía. En 1994 se conocieron los primeros datos sobre *Ardipithecus ramidus*, que vivió hace entre 4,5 y 4 Ma. Esta especie podía ser descendiente de otra aún más antigua, *Ardipithecus kadabba*, descubierta por Yohannes Haile-Selassie también en Etiopía, y con una cronología que se acerca a los 6 Ma: es decir, casi en el límite propuesto por los genetistas para la separación de las respectivas genealogías de chimpancés y humanos. No parece haber dudas sobre el bipedismo de *Ardipithecus ramidus*. Sin embargo, las evidencias fósiles del esqueleto postcranial de *Ardipithecus kadabba* para demostrar locomoción bípeda se limitan casi exclusivamente a una falange del pie. Caso de demostrarse de manera definitiva que las dos especies fueron bípedas y que no habitaron en medios abiertos, la hipótesis de Wheeler quedaría también rechazada por las evidencias empíricas. ¿Qué sabemos, pues, del hábitat de los ardiritecos?

Las dataciones en los depósitos litoestratigráficos de la región del río Awash, en Etiopía, donde se encontraron los restos fósiles de *Ardipithecus kadabba*, están muy bien calibrados por capas volcánicas fechadas mediante los isótopos de argón, $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$. Los datos para los restos humanos fósiles, que explicaremos en el siguiente capítulo, se sitúan en el rango de entre 5,8 y 5,2 Ma y provienen de depósitos fluviales. Estos fósiles están asociados a más de 60 especies de vertebrados, que en su mayoría sugieren un ambiente húmedo y boscoso. En particular, las especies de microvertebrados son características de riberas de río y lagos, faltando otras típicas de praderas. No obstante, la presencia de bóvidos también sugiere la existencia de pastos en ambientes más abiertos. En resumen, todo apunta a que esta especie bípeda vivió en ambientes de bosques cerrados, en los que las ramas más altas se entrelazaban y formaban un ambiente húmedo y casi desprovisto de luz solar directa, sin descartar la posibilidad de que aquellos homínidos se adentraran en campo abierto.

La especie *Ardipithecus ramidus* es un millón de años más reciente que *Ardipithecus kadabba* y posiblemente tengan una relación antecesor-descendiente. Los datos procedentes de los sedimentos donde se hallaron los restos fósiles de *Ardipithecus ramidus* sugieren un medio húmedo de bosque. Se han valorado los indicadores biológicos que ofrecen las especies de macro y microvertebrados, las semillas y fragmentos de plantas fosilizadas, los datos isotópicos de los paleosuelos, así como el

análisis isotópico del esmalte de los dientes, que indica el consumo preferente de plantas C3.⁵ Todos estos datos coinciden en asumir que *Ardipithecus ramidus* también vivió en bosques cerrados, pero su alimento fue muy diverso y propio de un primate omnívoro. Esta especie carece de las especializaciones de los simios antropoideos, que tienden a una dieta frugívora y folívora.

Thure Cerling y un amplio grupo de expertos han replicado en la propia revista *Science* las conclusiones sobre el hábitat de *Ardipithecus ramidus*, empleando la misma información aportada por los investigadores del equipo de White. Según Cerling y colaboradores, los datos que ofrece el estudio de las especies de macro y microvertebrados, los datos isotópicos que se pueden obtener de las muestras de paleosuelos, el esmalte de los dientes fósiles y de los fitolitos,⁶ así como la información sobre las plantas del hábitat de *Ardipithecus ramidus* sugieren una región cubierta por un 25 % de zonas boscosas, como máximo, correspondiendo el resto a zonas abiertas de sabana con herbáceas y matorrales.

La anatomía del pie de *Ardipithecus ramidus*, que se conoce muy bien gracias a la conservación de varios elementos del esqueleto ARA-VP-6/500, ha resultado sorprendente y muy ilustrativa. Su estudio no puede mostrarnos el ambiente en el que vivieron estos homínidos, pero permite realizar algunas inferencias muy interesantes. Lo primero que llama la atención es la disposición del primer dedo (nuestro pulgar), que forma un ángulo de casi 90° con los demás dedos del pie. Además, el hueso cuboide presenta una faceta muy amplia para la articulación del hueso peroneo. En las poblaciones humanas este hueso es accesorio, poco frecuente y no siempre termina por osificarse, mientras que los simios antropoideos carecen de él. En cambio, el hueso peroneo es común en otras especies de primates, como los babuinos y los gibones. Este hueso recibe la inserción del tendón y el músculo *fibularis longus*, que se origina en la tuberosidad de la tibia y la cabeza del peroné. Este conjunto permite el movimiento del pulgar cuando el animal se agarra con fuerza a las ramas. En principio, esta adaptación de *Ardipithecus ramidus*, similar a la de otros primates arborícolas, nos habla de un medio forestal. Sin embargo, los expertos como Owen Lovejoy se han fijado en la anatomía de los metatarsianos de *Ardipithecus*, que sugieren inmovilidad plantar en lugar de la flexibilidad del pie de los chimpancés o de los gorilas. Esta adaptación sugiere que el pie de *Ardipithecus ramidus* se mantenía firme cuando los individuos caminaban o corrían. Nada que ver con el pie de los chimpancés, cuyo pulgar se sitúa en paralelo a los demás dedos y contribuye a la posibilidad de agarrarse con fuerza a las ramas. Los chimpancés y los gorilas son cuadrúpedos y no necesitan la rigidez que tenemos los humanos actuales para soportar el peso del cuerpo. En definitiva, la forma del pie de *Ardipithecus ramidus* puede resultar engañosa. La disposición del primer dedo es primitiva, pero el pie tuvo la suficiente rigidez para mantener a estos primates bien erguidos. Por fortuna, ésta no es la única evidencia anatómica disponible.

El esqueleto ARA-VP-6/500 también conserva una parte sustancial de la pelvis, aunque relativamente deteriorada. A pesar de ello Lovejoy ha sido capaz de obtener conclusiones muy importantes sobre la forma de locomoción de *Ardipithecus ramidus*. El íleon de esta especie es muy similar al de los australopitecos y al de todas las especies del género *Homo*. Las sutiles diferencias anatómicas confieren cierto aspecto primitivo a los ardipitecos, que sólo puede apreciar un especialista. El acortamiento, anchura y geometría del íleon indican claramente la disposición de los glúteos para impulsar el cuerpo hacia adelante (glúteo mayor) y para la abducción de la cadera durante la bipedestación (glúteos mediano y menor). En cambio, la morfología del isquion y del pubis aún presenta similitudes con la de los simios antropoideos, que permitirían una notable acción de los músculos isquiotibiales en la flexión de la cadera. *Ardipithecus ramidus* tendría, por tanto, una gran facilidad para trepar. En definitiva, esta especie presenta un mosaico anatómico perfecto para desplazarse sobre el suelo con las piernas y para moverse por las ramas en un ambiente de bosque. Como explica Lovejoy, es muy probable que *Ardipithecus ramidus* no pudiera correr como lo hacemos nosotros. De ser así, es muy posible que los miembros de esta especie no se arriesgaran a tener aventuras duraderas en espacios abiertos: los predadores de las sabanas habrían dado buena cuenta de ellos. Es por ello que la balanza parece inclinarse hacia la hipótesis del inicio de la bipedestación en ambientes de bosques cerrados.

En resumen, la escasa información disponible nos conduce a varias conclusiones importantes. En primer lugar, es muy posible que nuestro antepasado común no tuviera una locomoción similar a la de gorilas y chimpancés. Estos simios habrían derivado en el curso de su evolución hacia su particular modo de desplazamiento actual, apoyando los nudillos en el suelo. En segundo lugar, parece probable que nuestro antepasado común con los chimpancés fuese bípedo con un modo de

desplazamiento muy generalizado. En tercer lugar, la bipedestación pudo surgir en un ambiente de bosque cerrado y no en campo abierto, como se ha sugerido de manera repetida en décadas anteriores. En cuarto lugar, nuestro antepasado común pudo tener una altura y un peso probablemente similares a los de los chimpancés. Este dato nos lleva a pensar que parte de su vida se desarrolló en el suelo de los bosques africanos, sin descartar que fuera capaz de trepar con gran facilidad a las ramas más resistentes en busca de comida o refugio. Si todo esto ocurrió como estamos explicando, también podríamos aceptar las sugerencias de Nina Jablonski y George Chaplin. Nuestro antepasado común con los chimpancés encontró alimento abundante tanto en el suelo de los bosques como durante sus aventuras de corta duración y esporádicas en campo abierto. De este modo, ese ancestro no entró en competencia con otros primates arborícolas, al diversificar su alimento hacia una dieta más omnívora. La forma de caminar bípeda, combinada con la facilidad para trepar, pudo surgir en ambientes cerrados sin presiones selectivas considerables, sino como una forma más de desplazamiento, que se hizo cada vez más necesaria a medida que se producía la regresión de la cubierta vegetal. Los antepasados de los chimpancés ocuparon el nicho ecológico de un primate de su envergadura, muy similar al del ancestro común, mientras que los antepasados de nuestro linaje tuvieron la posibilidad de salir hacia campo abierto y ocupar un nicho diferente. Sólo así podemos explicar la divergencia genética de las dos genealogías, que no tardarían en ocupar regiones muy alejadas. Mucho más tarde, la bipedestación ofreció ventajas termorreguladoras y la capacidad para usar las manos en funciones distintas, como la fabricación de herramientas. Es lo que en biología evolutiva se conoce como *exaptación*, un término introducido en 1982 por Stephen Jay Gould. Este término se refiere a caracteres que ofrecen una capacidad adaptativa diferente de la original, mucho tiempo después de su aparición en una especie.

Allegro ma non troppo

Como se explicó en el capítulo anterior, falta mucha información sobre los primeros estadios de la evolución humana. Basta con que aparezcan unos cuantos fósiles de cierta antigüedad en algún yacimiento africano para crear un debate científico sobre su posible identidad como representantes de la genealogía humana. Con independencia de estas discusiones, que enseguida veremos, los primeros cuatro millones de años de la evolución humana aparentan tener poco que ofrecer en cuanto a modificaciones anatómicas de cierta relevancia. Quizá sea por falta de información. Aunque nuestra gran explosión evolutiva ocurrió mucho más tarde, el estudio de la diversidad de los homínidos del Plioceno no tendría por qué ser aburrido. Si las relaciones filogenéticas de las distintas poblaciones del género *Homo* han sido y seguirán siendo muy controvertidas, a pesar de disponer de un registro fósil relativamente abundante, ¿qué podemos esperar cuando apenas contamos con un puñado de fósiles representando a decenas, si no cientos de miles de años? En este capítulo hablaremos de los fósiles africanos más importantes con una cronología de entre algo más de 6 y 2 Ma. En este rango temporal vivieron los primeros representantes del género *Homo*, a los que dedicaremos los próximos capítulos. En aras de una didáctica más sencilla, el discurso que sigue repasará de manera breve los hallazgos no por la fecha de su descubrimiento sino por su antigüedad.

Los primeros indicios

En 2001 Brigitte Senut y otros investigadores, apoyados por la indiscutible figura de Yves Coppens, publicaron en la revista *Comptes Rendus* de la Academia de París el hallazgo de 14 restos fósiles humanos datados en unos 6 Ma; es decir, su cronología estaría en el entorno del rango temporal que los genetistas asumen para la separación de la genealogía humana y la de los chimpancés. Según los autores del hallazgo y de su estudio, estos fósiles estarían muy próximos al antepasado común de unos y otros.

Los fósiles descritos por Senut y sus colegas fueron hallados en la formación geológica Lukeino, cerca de la localidad de Kapsomin, en el distrito keniano de Baringo. Los fósiles fueron asignados a un nuevo género y especie: *Orrorin tugenensis*. El nombre específico indica la procedencia de los fósiles, encontrados en las colinas de Tugen, mientras que el nombre genérico significa «Hombre original» en la lengua de la etnia Tugen, que pertenece al grupo keniano de los Kalenjin. Los molares de estos fósiles son pequeños con respecto a su tamaño corporal (estimado a partir de unos pocos restos fragmentarios del esqueleto de las piernas) y tienen el esmalte grueso, en contraposición a lo que se observa en los ardipitecos. Este hecho llevó a Senut y a sus colaboradores a concluir que los ardipitecos, que poseen esmalte fino en sus molares, deberían excluirse de la genealogía de los homínidos y relacionarse más bien con la genealogía de los gorilas (tribu *Gorillini*).

La morfología de la epífisis superior de los fémures de *Orrorin* apoya la idea de que esta especie tuvo locomoción bípeda. El fragmento de húmero presenta una cresta lateral rectilínea, donde se inserta el músculo *brachioradialis*, un rasgo compartido con los chimpancés y con *Australopithecus afarensis*. Esta característica da pie a pensar que los miembros del género *Orrorin* tenían capacidades trepadoras. La misma conclusión se puede extraer de la falange proximal de la mano, cuya curvatura recuerda a la de *Australopithecus afarensis*. Los huesos de sus extremidades tienen un tamaño similar al de las hembras de los chimpancés, que pesan aproximadamente entre 25 y 50 kilogramos. Los datos disponibles sobre *Orrorin* son ciertamente escasos como para pronunciarse sobre su posible bipedismo, un tema crucial de los orígenes humanos. La forma de la pelvis o la morfología de los huesos del pie serían argumentos mucho más sólidos. La prudencia parece ser una buena consejera en este caso, a la espera de que algún día se produzcan nuevos hallazgos de esta

especie.

Un año más tarde, en 2002, Michel Brunet y un importante elenco de investigadores publicaron en la revista *Nature* la posible evidencia del supuesto miembro más antiguo de la genealogía humana conocido hasta la fecha. Esta vez se trataba de un cráneo, un par de fragmentos de mandíbula y varios dientes. Estas evidencias tienen mayor relevancia y se tomaron con gran interés. El cráneo presenta un cierto aplastamiento y distorsión producido por el peso de los sedimentos que lo albergaron durante más de 6 Ma, pero sus descubridores pudieron identificar sin problemas caracteres morfológicos reveladores para proponer las relaciones filogenéticas de este espécimen. Quizá lo más interesante del hallazgo sea su localización, en el actual estado del Chad, en África central. Hasta ese momento todos los primitivos ancestros de nuestra genealogía se habían encontrado en el este de África, donde se presume vivió nuestro antepasado común con los chimpancés. Los fósiles hallados por Brunet y su equipo de trabajo de campo se encontraron en la localidad de Toros-Menalla, una cantera situada en la región oeste del desierto de Djurab, al norte del Chad y a una distancia de 2.500 kilómetros al oeste del Gran Valle del Rift. Es evidente que a finales del Mioceno el clima de esa región no era el mismo que en la actualidad, a juzgar por las especies de mamíferos que vivieron en aquel lugar hace entre 7 y 6 Ma. Teniendo en cuenta el lugar del hallazgo, la antigüedad de los fósiles y la combinación peculiar de caracteres, Brunet y sus colaboradores tomaron la decisión de nombrar un nuevo género y especie, *Sahelanthropus tchadensis*, recordando que el descubrimiento se había realizado en la región del Sahel y en la República del Chad. De manera coloquial se conoce a este fósil como «Toumai», que en el idioma kanuri de la región significa «esperanza de vivir» y se utiliza para describir a los niños que nacen en la estación seca.

De entre los muchos caracteres que se han podido describir en este espécimen tenemos que destacar algunos muy significativos. El cráneo muestra un torus supraorbitario continuo, de notables dimensiones. Si se trata de un ejemplar macho, como sugieren los autores, llama la atención el hecho de que sus caninos no sean demasiado grandes, como cabría esperar en un homínido de esa antigüedad. Además, los caninos tuvieron la oclusión apical característica de homínidos mucho más recientes. Sus facetas de desgaste aparecen en el borde oclusal, como consecuencia de su contacto con el borde oclusal del canino inferior, en lugar de situarse en los bordes laterales. En los simios antropoideos y en otros homínidos primitivos (que veremos más adelante), el canino superior tiene una corona grande, aplanada en sentido transversal, que se introduce entre el canino y el premolar inferiores cuando el animal cierra la boca. A su vez, el canino inferior queda alojado entre el canino y el primer incisivo superiores. Esta disposición, característica de los simios antropoideos, recibe el nombre de «complejo C/P3» y está asociada a sendos espacios en el maxilar y la mandíbula, denominados diastemas. Se puede inferir la presencia o ausencia del complejo C/P3 aunque los dientes no estén *in situ*, gracias a las facetas de desgaste lateral que quedan impresas en los caninos cuando rozan el uno con el otro al cerrar la boca. Esta disposición no aparece en *Sahelanthropus*, aunque la morfología de los caninos tenga rasgos muy primitivos. Además, el espesor del esmalte de los dientes es intermedio entre el que se observa en los homínidos y el de los chimpancés, lo que nos revela aspectos taxonómicos y nos da pistas sobre su tipo de dieta.

Por otro lado, el cráneo de *Sahelanthropus* alojó un cerebro de un tamaño similar al de los chimpancés. La capacidad craneal se pudo estimar entre 320 y 380 centímetros cúbicos, sin mayor precisión debido a la distorsión del ejemplar. La parte media de la cara está fuertemente proyectada, pero el maxilar y el pre-maxilar no presentan el prognatismo característico de los simios antropoideos. Por último, y no menos importante, cabe señalar la presencia de un foramen magno más largo que ancho y orientado de modo horizontal. Su morfología y situación en la base del cráneo es similar a la de homínidos del Plioceno y a la del propio género *Homo*, lo que sugiere una posición erguida y bipedestación. Para Brunet y sus colaboradores no cabe duda de que nos encontramos ante un ancestro de la genealogía humana. Su cronología ha obligado a los genetistas a llevar a cabo una nueva evaluación en sus predicciones sobre el momento de la separación de la genealogía de los chimpancés y la genealogía humana, que ahora sitúan más allá de la barrera de los 6 Ma. Si atendemos a los resultados recientes de expertos como John Hawks, Aylwyn Scally y Richard Durbin, es posible que tengamos que retrasar el reloj de los acontecimientos genéticos, incluido el tiempo de la divergencia evolutiva entre humanos y chimpancés. Como se indicaba en la segunda sección de este libro, no siempre resulta sencillo acomodar las evidencias derivadas de la

paleontología y de las reconstrucciones evolutivas basadas en el análisis de los genes o genomas completos de las especies actuales.

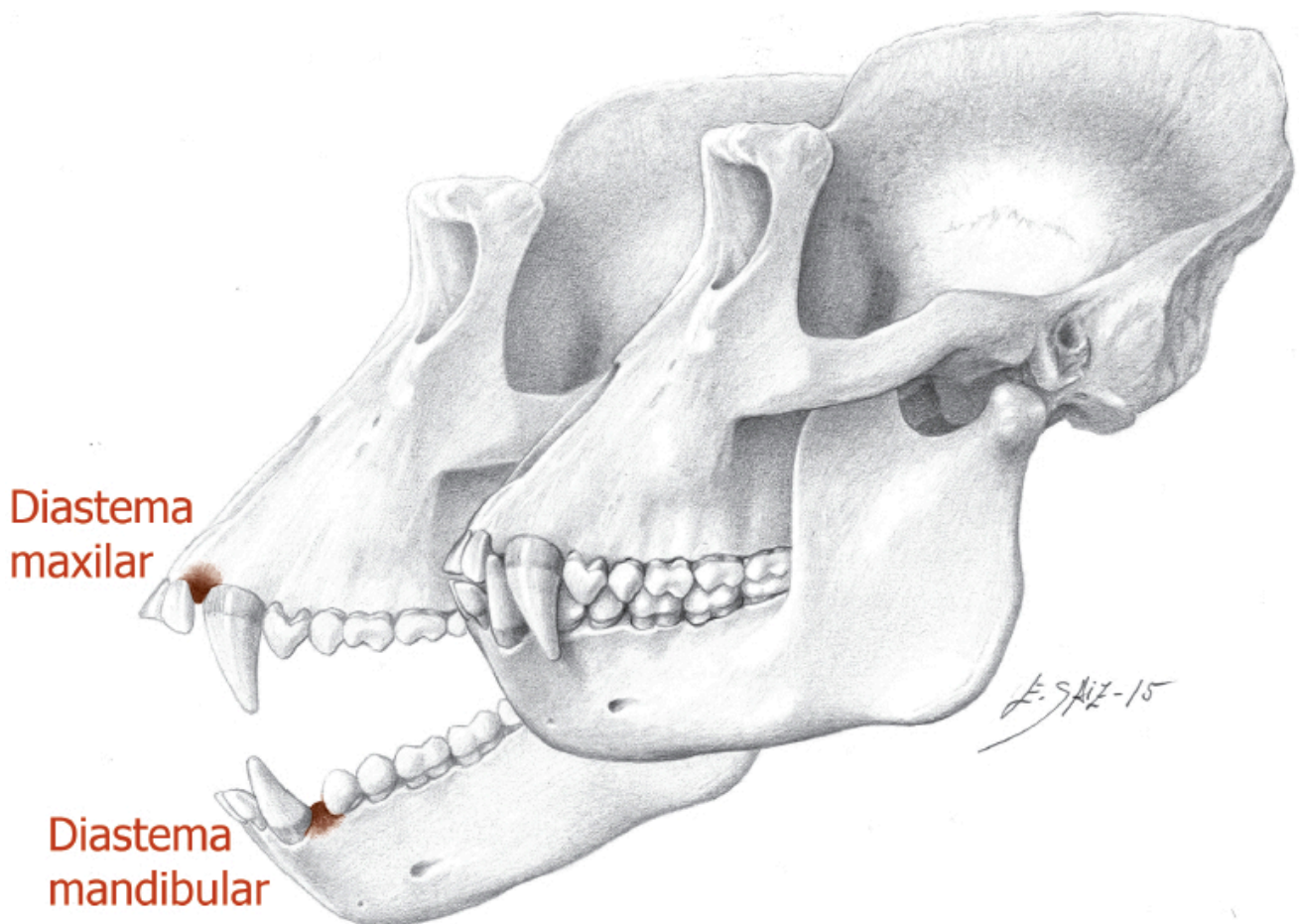


FIGURA 3.3 Los simios antropoideos poseen caninos de gran tamaño (los machos en particular) que tienen que alojarse en determinados huecos de las encías (diastemas) cuando el animal cierra la boca. Esta misma situación se encuentra en los miembros más antiguos del linaje humano. © Eduardo Saiz Alonso

En el capítulo anterior debatimos sobre la especie *Ardipithecus kadabba* a propósito de su posible capacidad para la locomoción bípeda. Haile-Selassie encontró los primeros restos de esta especie en el margen oeste del valle del río Awash, al menos en cinco puntos diferentes de los sedimentos de la Formación Sagantole del Mioceno terminal. Estos puntos se reconocen por las siglas de sus respectivos nombres (ALA: Alayla, AME: Amba East, ASK: Asa Koma, DID: Digiba Dora, y STD: Saitune Dora). Estas siglas preceden a las letras VP, cada una con el correspondiente número de hallazgo. Su cronología parece bien establecida entre 5,8 y 5,2 Ma. La primera decisión de Haile-Selassie fue incluir los primeros restos en la subespecie *Ardipithecus ramidus kadabba*. Sin embargo, tras realizar nuevos hallazgos y cotejarlos con los de la especie *Ardipithecus ramidus*, Haile-Selassie, Gen Suwa y White tomaron la decisión de elevar los restos fósiles a la categoría de especie. Las diferencias temporales y morfológicas entre las dos formas de ardipitecos parecían garantizar la distinción específica. En su primera descripción de *Ardipithecus kadabba*, Haile-Selassie refiere una combinación de caracteres dentales primitivos compartidos con primates del Mioceno y caracteres derivados, que sugieren su relación con la genealogía humana. Este investigador insiste en que varios de los caracteres del esqueleto postcraneal de los fragmentos de húmero y de ulna (o cúbito) son muy similares a los de *Australopithecus afarensis*. Sin embargo, como se dijo en el capítulo anterior, las evidencias del posible bipedismo de *Ardipithecus kadabba* sólo pueden estudiarse en una falange de pie.

Hallazgos posteriores dieron como resultado el descubrimiento de seis nuevos dientes. Dos de esos especímenes, encontrados en la localidad de Asa Koma, revelaron una disposición de primer premolar y del canino similar a la de los simios antropoideos (complejo C/P3). Ésta fue la principal razón para distinguir a la especie *Ardipithecus kadabba* de su posible sucesora, *Ardipithecus ramidus*. Si el complejo C/P3 aparece en *Ardipithecus kadabba*, entonces ¿por qué no aparece en homínidos anteriores como *Orrorin* y *Sahelanthropus*? Haile-Selassie, Suwa y White piensan que estos dos

homininos no pertenecen a nuestra genealogía y podrían representar variaciones a nivel específico o subespecífico de un mismo género. Para estos investigadores se podría establecer una relación filogenética de nuestra genealogía en Etiopía, formada por el género *Ardipithecus*, y las especies *Australopithecus anamensis* y *Australopithecus afarensis*, de la que quedarían excluidos tanto *Orrorin* como *Sahelanthropus*. Como bien podemos imaginar, el debate entre los científicos responsables de estos hallazgos ha sido todo menos amistoso. Pero al margen de cualquier razonamiento, este debate no hace sino confirmar que las evidencias sobre los primeros estadios de nuestros orígenes son muy escasas. Tan sólo podemos afirmar que si los homininos citados hasta el momento representan verdaderos ancestros del linaje humano, tenemos que reconocer que la tasa evolutiva durante los dos primeros millones de años fue muy lenta, casi inapreciable en el registro fósil.

Ardi y Lucy: ¿madres de la humanidad?

En el capítulo anterior también hablamos sobre los hallazgos de la especie *Ardipithecus ramidus*, que no repetiremos aquí. Aunque la primera publicación es de 1994, los descubrimientos más importantes llegaron en años posteriores y se publicaron en 2009, en un número monográfico de la revista *Science*. En este número especial se describe la morfología y la biología de 35 individuos de esta especie. El ejemplar más completo, apodado «Ardi», perteneció a una hembra cuya estatura y peso se estimaron en unos 120 centímetros y 50 kilogramos, respectivamente. La pelvis y los pies de Ardi nos revelan que esta especie ya se había erguido sobre sus extremidades posteriores y que su locomoción era bípeda. Muy posiblemente los miembros de esta especie no eran capaces de correr como lo hacemos nosotros, pero tampoco lo necesitaban en el hábitat boscoso que frecuentaron. La mano de Ardi tiene dedos largos y un pulgar no oponible a los demás: no estaba preparada para la pinza de precisión, sino para agarrar con fuerza. Los caninos y los premolares aún tenían la morfología característica de los simios antropoideos, pero sin diastemas desarrollados. Como se dijo en el apartado anterior, este aspecto anatómico y la morfología de los caninos permite pensar en una clara relación filogenética entre *Ardipithecus kadabba* y *Ardipithecus ramidus*.

En 1995, un año más tarde de la publicación de los primeros restos fósiles de *Ardipithecus ramidus*, se conoció el hallazgo de doce especímenes encontrados por el equipo de Meave Leakey en las localidades de Kanapoi y Allia Bay, entre dos de los ríos que desembocan en el lago Turkana. La cronología de estos fósiles es muy fiable, porque los sedimentos que los contienen han sido explorados durante años y las capas de origen volcánico han sido datadas mediante el método de los isótopos del argón. Esa cronología se estima entre 4,2 y 3,9 Ma. Dado que los fósiles presentan particularidades exclusivas, Meave Leakey y otros colegas propusieron en 1995, en la revista *Nature*, la creación de la nueva especie *Australopithecus anamensis*. El nombre específico significa «lago» en la lengua Turkana, y quiere recordar que todos los especímenes fueron hallados en sedimentos que un día constituyeron el fondo del lago Lonyumun. Este gran depósito de agua dulce, ya desaparecido, precedió en el tiempo al actual lago Turkana.

La mandíbula KNM-KP 29281, que representa el *holotipo*¹ de la nueva especie, tiene un aspecto primitivo, con la parte anterior de la mandíbula (sínfisis) fuertemente inclinada hacia atrás y una arcada dental en U, que recuerda a las mandíbulas de *Australopithecus afarensis* y en particular a las encontradas en el yacimiento de Laetoli. Los caninos superiores e inferiores son grandes y muestran diferencias de tamaño, además del desgaste característico de la morfología del complejo C/P3 heredada de los simios antropoideos. Esta especie, como todas las que conforman los primeros estadios de la evolución del linaje humano, pudo tener un dimorfismo sexual quizá más próximo al de los chimpancés que al de nuestra especie. Los machos pudieron pesar hasta un 30 % más que las hembras. Se trata sólo de una hipótesis, muy difícil de contrastar, salvo que contemos en el mismo yacimiento con una gran cantidad de individuos suficientemente bien representados.

En *Australopithecus anamensis* el esmalte de los dientes es más grueso que en *Ardipithecus ramidus*, lo que quizá revela la adaptación evolutiva a una dieta más dura y abrasiva. Las especies fósiles de mamíferos (bóvidos, antílopes, cercopitécidos, hienas, rinocerontes, elefantes, mustélidos, etc.), peces y reptiles acuáticos que acompañan a los homininos nos hablan de ambientes abiertos de sabanas, con zonas arboladas próximas a los ríos y al antiguo lago. La tibia humana, de la que se conservan las epífisis superior e inferior, sugiere bipedismo como cabía esperar de un hominino de esta antigüedad. El peso del individuo al que pertenece la tibia ha sido estimado entre 47 y 55

kilogramos, lo que tampoco resulta una sorpresa a juzgar por los datos que se van conociendo de todos los homínidos de esta remota época de la humanidad. Finalmente, Meave Leakey y sus colegas consideran que *Australopithecus anamensis* es antecesora directa de *Australopithecus afarensis*.

Tras el hallazgo de *Australopithecus anamensis*, Meave Leakey y su equipo continuaron trabajando en las inmediaciones del lago Turkana. En 1998 y 1999 se centraron en la Formación Nachukui, cerca de la localidad de Lomekwi, al oeste de dicho lago. Esta formación geológica contiene numerosas capas sedimentarias, varias de las cuales tienen origen volcánico y pueden ser datadas con gran precisión mediante el método de $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$. Meave Leakey y su equipo de campo localizaron durante esos años hasta 36 restos fósiles humanos, cuya cronología está muy bien datada entre 3,5 y 3,2 Ma. La mayor parte de los ejemplares corresponden a restos mandibulares y dientes, como es habitual en todos los yacimientos. Sin embargo, el ejemplar más representativo consiste en un cráneo (KNM-WT 40000) distorsionado por el peso de los sedimentos y con características muy peculiares. La combinación de caracteres primitivos, compartidos con los australopitecos (incluyendo un cerebro pequeño), junto a muchos rasgos presentes en especies del género *Homo*, llevó a Meave Leakey y a sus colegas a publicar un artículo en *Nature* en el que se defendía el descubrimiento de un nuevo género y especie: *Kenyanthropus platyops*. Se trataba no sólo de una vuelta de tuerca más en la diversidad de homínidos del Plioceno, sino en el reconocimiento de que en el Gran Valle del Rift convivieron varios linajes de homínidos hace entre 4 y 3 Ma. Si el panorama parecía dominado por los australopitecos, cuya evolución parece ciertamente relacionada con la de los parántropos, quedaba por saber si existían genealogías claramente «dirigidas» hacia el género *Homo*. El nuevo género descrito por Meave Leakey y sus colegas apunta en esa dirección, puesto que los rasgos compartidos con *Homo* (y en concreto con *Homo rudolfensis*) son mayoritarios. Llama particularmente la atención la cara aplanada del cráneo KNMWT 40000, que inspiró el nombre de la especie y que recuerda a la cara plana de KNM-ER 1470, el holotipo de *Homo rudolfensis*. El homínido encontrado por Meave Leakey vivió en un ambiente húmedo, cubierto de vegetación. Las especies de bóvidos halladas en los sedimentos de Lomekwi también indican la presencia de praderas, aunque la mayor parte del paisaje pudo ser de bosque cerrado y de bosques de galería asociados a los ríos que desembocaban entonces en el lago Turkana.

Mucho antes de la aparición en escena de *Ardipithecus*, los investigadores Donald Johanson y Timothy White llevaron a cabo excavaciones y hallazgos de enorme relevancia durante la década de 1970 en Etiopía y Tanzania. En 1973 los dos científicos comenzaron a reunir una extraordinaria colección de fósiles procedentes de la localidad de Hadar (Etiopía) datados entre 3,3 y 2,9 Ma. Entre estos fósiles siempre ha destacado el esqueleto de una hembra, que fue apodada «Lucy» (protagonista de una canción de los Beatles que sonaba en la excavación cuando se encontró su esqueleto) y considerada durante muchos años como «madre de toda la humanidad». Lucy no medía más de un metro de estatura, su peso apenas rebasaría los 25 kilogramos y su cerebro no sería mayor que el de un chimpancé. En aquellos años, Lucy y una impresionante colección de fósiles de un mínimo de 35 y un máximo de 65 individuos representaban los homínidos más antiguos encontrados hasta entonces. Sus rasgos craneales y dentales eran muy primitivos y los restos del esqueleto postcraneal (incluyendo la pelvis de Lucy) indicaban una incontestable locomoción bípeda. Al mismo tiempo, el equipo de Mary Leakey encontró otra buena colección de fósiles de homínidos de una antigüedad aún mayor (3,8-3,6 Ma) en la localidad de Laetoli, en Tanzania. Además, en esta misma localidad Mary Leakey y Richard Hay localizaron en 1976 y 1977 las huellas de hasta 20 especies de mamíferos y aves (jirafas, babuinos, rinocerontes, antílopes, elefantes, etc.) reconocibles en una capa bien consolidada de cenizas de origen volcánico procedentes de la erupción del volcán Sadimán. Las cenizas se humedecieron con agua de lluvia y formaron un lodazal sobre el que quedaron las huellas impresas, más tarde cubiertas por nuevas capas de ceniza. Entre las huellas de Laetoli destacan las de dos homínidos que caminaban juntos. Uno de ellos dejó impresiones más profundas, seguramente por la carga extra que llevaba encima (tal vez un individuo infantil). Por supuesto, los dos caminaban erguidos y dejaron pisadas muy similares a las nuestras y diferentes, por tanto, a las que hubieran dejado los ardipitecos. La estatura estimada para los dos individuos a partir de la huellas tiene poca precisión, pero no sería inferior a 110 centímetros ni superior a 160 centímetros. La datación de las huellas se obtuvo por el método del potasio/argón ($^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$).

Johanson y White realizaron entonces un estudio conjunto de los restos hallados en Hadar y

Laetoli. Aunque las diferencias entre las dos muestras eran obvias, ambos investigadores tuvieron en cuenta no sólo la distancia temporal y geográfica, sino el posible dimorfismo sexual de estos homínidos. Parecía claro que los machos eran claramente más altos y pesados que las hembras, posiblemente como sucede hoy en día con la especie de chimpancé común (*Pan troglodytes*). Las diferencias de forma entre las mandíbulas o los maxilares podían deberse simplemente a cuestiones relacionadas con el tamaño. En definitiva, en 1978 Johanson y White propusieron junto a Yves Coppens (que trabajó en Hadar durante algún tiempo) la especie *Australopithecus afarensis*.² Los hallazgos realizados en la localidad etíope de Maka, publicados en 1993, parecen llenar el hueco morfológico entre los fósiles de Hadar y Laetoli y refuerzan la identidad de *Australopithecus afarensis*. Esta especie vivió en el este de África, en un ambiente mixto de bosques y sabanas. Sus adaptaciones en el esqueleto postcraneal revelan que todavía podían trepar con facilidad, aunque probablemente la marcha bípeda fuera la manera más habitual de desplazamiento. El hallazgo de un esqueleto infantil (datado en 3,3 Ma) de esta especie en la localidad de Dikika, cerca del río Awash, resultó muy elocuente. Este fósil conserva algunos caracteres primitivos compartidos con los simios antropoideos en el esqueleto postcraneal. A pesar de un bipedismo muy avanzado, los miembros de *Australopithecus afarensis* todavía conservaron la posibilidad de moverse con gran agilidad entre las ramas de los árboles cuando así lo consideraban oportuno. Los últimos estudios isotópicos revelan, no obstante, que la dieta de *Australopithecus afarensis* estaba formada fundamentalmente por plantas C4, lo que aboga por un ambiente de sabana con sequías temporales. Su cerebro tenía un tamaño similar al de los chimpancés y sus caninos, de buen tamaño, recuerdan a los del género *Ardipithecus* y al de la especie *Australopithecus anamensis*. Es por ello que White está convencido de la relación filogenética entre esta última especie y *Australopithecus afarensis* que, a su vez, estaría relacionada con el linaje del género *Paranthropus*, explicado en el próximo capítulo.

Es posible que el género *Australopithecus* tuviera una distribución geográfica muy amplia por buena parte de África. Michel Brunet y su equipo de campo han dedicado mucho tiempo a trabajar en Chad, lejos de las fructíferas regiones arqueológicas y paleontológicas del este de África. Antes del hallazgo de cráneo de *Sahelanthropus*, su perseverancia tuvo un primer premio durante la década de 1990, con el hallazgo de un fragmento mandibular humano datado en un rango temporal de entre 3,5 y 3 Ma. Para estimar estas fechas Brunet y sus colegas utilizaron la información que ofrece la presencia en el yacimiento de ciertas especies de mamíferos halladas en Hadar y Laetoli. Brunet bautizó la mandíbula con el nombre de *Australopithecus bahrelghazali*, cuyo descubrimiento fue publicado en 1995 en la revista *Nature*. La nueva especie, que sería contemporánea de *Australopithecus afarensis*, no ha tenido mucha influencia en los debates sobre evolución humana por tratarse de un único ejemplar. No obstante, este fósil merece ser citado, porque representa a un antepasado de la humanidad y fue hallado, como en el caso del género *Sahelanthropus*, a 2.500 kilómetros del Gran Valle del Rift, donde se asume que transcurrió toda la evolución humana. El nombre específico alude a la región de Bahr el Ghazal, que en lengua árabe significa «río de las gacelas». Los rasgos dentales de esta mandíbula sugieren una relación indudable con el género *Australopithecus* y cabe esperar que en el futuro puedan realizarse nuevas exploraciones en regiones tan alejadas del Gran Valle del Rift.

Hace menos de tres millones de años. En los umbrales del cambio

Los hallazgos descritos en los apartados anteriores tienen siempre más de 3 Ma. Algunos homínidos, de los que nos ocuparemos a continuación, son más recientes, pero sus características son en general muy similares a los de sus antepasados. Precisamente, el período entre 3 y 2 Ma es contradictorio. Por un lado, todo parece seguir igual en nuestra evolución. Por otro, podemos certificar que en ese tiempo se estaba produciendo un cambio tranquilo, pero a la postre explosivo y determinante de nuestro futuro. De momento, seguiremos repasando hallazgos de gran trascendencia para la historia del ámbito de la evolución humana datados entre 3 y 2 Ma, pero irrelevantes para lo que llegó después. Dejaremos para el siguiente capítulo la explicación de nuestro particular «big bang» evolutivo.

Desde el punto de vista histórico, el hallazgo del llamado «niño de Taung» tuvo una enorme trascendencia en el ámbito de la evolución humana. Este acontecimiento supuso un cambio de

paradigma en el conocimiento de nuestros orígenes. El descubrimiento se produjo por casualidad en 1924, en la cantera de Taung, en Sudáfrica, y que felizmente fue a parar a las manos de Raymond Dart. Sus conocimientos de anatomía comparada le llevaron a concluir que el pequeño cráneo descubierto en aquel lugar no pertenecía a un cercopitécido, como todos los demás fósiles obtenidos en la cantera, sino a un representante del linaje humano. La morfología de los dientes y la posición basal del foramen magno indicaba claramente que el fósil de Taung pertenecía a un humano primitivo y que había caminado erguido sobre sus dos piernas. Dart nombró la especie *Australopithecus africanus*, que literalmente significa «mono del África austral». Con este hallazgo se demostraba por primera vez que el origen de la humanidad estaba en África y no en Asia, como había sugerido Eugène Dubois, pero el reconocimiento de su aportación le llegó a Dart doce años más tarde, cuando Robert Broom descubrió el ejemplar de un adulto en el yacimiento sudafricano de Sterkfontein. Esta especie sólo se ha encontrado en Sudáfrica, por lo que cabe pensar en un aislamiento del linaje de los australopitecos en el sur de África hace entre 3 y 2 Ma. *Australopithecus africanus* conservó muchas de las características primitivas de sus antecesores y apenas incrementó el tamaño de su cerebro.

La reciente datación del yacimiento de Sterkfontein, publicada en abril de 2015 en la revista *Nature* por Darryl Granger y sus colaboradores, ha dejado, como suele ocurrir en ciencia, más preguntas que respuestas. Este investigador es uno de los mayores expertos en datación por medio de los llamados núclidos cosmogénicos, que utiliza los isótopos del aluminio y el berilio. Estos elementos reciben radiación cósmica, formada por partículas subatómicas de energía muy elevada y se convierten en su versión de isótopo radiactivo. El enterramiento de los minerales como el cuarzo, que contienen estos elementos, detiene la formación de estos isótopos, que reversion a su condición original en un tiempo determinado. La medición de ese tiempo es posible en los yacimientos de fósiles, con lo que así se puede determinar la antigüedad de la deposición de los seres vivos. Con este método ha podido datarse, por primera vez de manera consistente, uno de los niveles de Sterkfontein, que contiene el ejemplar STW 573. Este fósil, apodado «Little Foot» («Pie pequeño») por su descubridor, Ronald Clark, es uno de los más completos y conservados de la especie *Australopithecus africanus*. Hasta el momento, las dataciones por medio del paleomagnetismo y el método de los isótopos de uranio de los niveles de Sterkfontein habían ofrecido un amplio margen de antigüedad entre 4 y 2 Ma. Las investigaciones de Darryl Granger y su equipo por medio de los núclidos cosmogénicos han arrojado una fecha de 3,67 Ma. De este modo, los australopitecos del sur de África parecen ser tan antiguos como *Australopithecus afarensis*. Si es así, estas dos especies de *Australopithecus* ya pueden competir en igualdad de condiciones por la paternidad de especies de homínidos posteriores. Es más, tradicionalmente se ha considerado que los australopitecos del sur de África tienen una forma más generalizada y están en mejor disposición para ser los ancestros de los primeros representantes del género *Homo*. Este hecho quizá fue posible a través de sus parientes del este de África.

No obstante, en el momento de redactar estas líneas existen muy pocos datos para lanzar una hipótesis robusta sobre el origen del género *Homo*. Se dispone de una mandíbula y varios fragmentos craneales (Omo 75-14) hallados en la Formación Shungura, en el valle del río Omo (Etiopía), datados en 2,1 Ma y atribuidos al género *Homo*. También se conoce un maxilar encontrado en el conocido yacimiento de Hadar (A.L. 661-1), también en Etiopía, que data de hace 2,3 Ma. A comienzos de 2015 se publicó la descripción de la mitad izquierda de una mandíbula (L.D. 350-1) datada entre 2,8 y 2,75 Ma, encontrada en la localidad de Ledi-Geraru en la región etíope de Afar. Este ejemplar fue hallado fuera de contexto, pero los autores del descubrimiento dicen estar seguros de su relación con capas volcánicas de la zona, bien datadas mediante los isótopos del argón. Los dientes de esta mandíbula son relativamente pequeños y su morfología recuerda a la de otros ejemplares mucho más recientes atribuidos al género *Homo*. En conjunto, se dispone de una muestra todavía muy pequeña de ejemplares para estar completamente seguros de que el género *Homo* se originó hace entre 3 y 2 Ma. No obstante, habrá que estar atentos a próximos hallazgos. Las investigaciones se centrarán en este período y posiblemente llegarán nuevas sorpresas.

Una alternativa a los hallazgos descritos en este apartado consistiría en admitir que entre los australopitecos del sur de África y los primeros *Homo* existió alguna forma intermedia, también relacionada con el género *Australopithecus*. El cráneo encontrado en niveles sedimentarios de la Formación Bouri (Miembro Hata) en la región media del río Awash (Etiopía), datado por $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$

en 2,5 Ma, podría darnos alguna pista con respecto a esta hipótesis. Berhane Asfaw y otros conocidos paleoantropólogos han bautizado este cráneo con el nombre de *Australopithecus garhi*. Para estos investigadores, el hallazgo del homínido de Hata fue un hecho inesperado. De ahí proviene su nombre específico, que en la lengua Afar significa «sorpresa». Asfaw y sus colegas piensan que esta especie podría estar relacionada con *Australopithecus afarensis* debido a su situación geográfica, aunque también reconocen muchas similitudes con *Australopithecus africanus*. Las evidencias que nos proporciona el cráneo de Bouri son limitadas, pero ya nos hablan de la proximidad de un cambio importante en la genealogía humana. Si las herramientas y los huesos de animales procesados y consumidos por homínidos encontrados en los niveles sedimentarios del Miembro Hata fueron obra de *Australopithecus garhi*, estaríamos a las puertas del cambio.

Algo más reciente en el tiempo es la especie *Australopithecus sediba*, publicada y descrita con gran expectación en 2010 en la revista *Science* por Lee Berger y un selecto conjunto de profesionales. El interés de esta especie reside en varios aspectos. En primer lugar, la publicación describe dos esqueletos muy completos, MH1 y MH2, así como la tibia MH4, encontrados en la cueva sudafricana de Malapa, en la región donde se localizan otros yacimientos famosos, como Sterkfontein y Swartkrans. En el año 2000, la región y sus yacimientos fueron declarados Patrimonio de la Humanidad por la Unesco. Además, la cronología de los dos ejemplares se ha estimado con notable precisión en 1,98 Ma. Es decir, se trataría de la última especie conocida de este género. *Australopithecus sediba* ofrece algunas soluciones, pero también arroja muchos interrogantes sobre nuestra genealogía. El aspecto general del cráneo es algo más moderno que en las demás especies de *Australopithecus*. La nueva especie presenta un verdadero mosaico de rasgos derivados y compartidos de manera independiente tanto con el género *Homo* como con el género *Australopithecus*. Su cerebro tenía el mismo tamaño que el de los chimpancés y su estatura, proporciones corporales y diseño general del esqueleto no difiere de los demás australopitecos. El estudio de los dientes, cuyos rasgos son altamente heredables, dan muchas pistas sobre las relaciones filogenéticas de *Australopithecus sediba*. Es evidente que esta especie está emparentada con *Australopithecus africanus*, un hecho esperable por la proximidad geográfica, pero al mismo tiempo tiene indudables relaciones con *Homo habilis*, *Homo rudolfensis* e incluso con *Homo ergaster*. Esta situación resulta paradójica, porque en el rango temporal de 3 a 2 Ma apenas se encuentran indicios del género *Homo* en el este de África, mientras que las pruebas de la relación entre *Australopithecus* y *Homo* se encuentran en Sudáfrica. Es evidente que tendrá que construirse algún escenario plausible para explicar estas relaciones filogenéticas en regiones alejadas por miles de kilómetros. No podemos olvidar que los primeros y claros representantes del género *Homo* tienen la misma cronología tanto en África como fuera del continente (ver yacimiento de Dmanisi en el apartado «Preparados para el primer viaje» del capítulo siguiente) y que el origen de nuestro género ha de tener más de 2 Ma, como sugiere el reciente hallazgo de la mandíbula L.D. 350-1 de Ledi-Geraru. De *Australopithecus sediba* se esperan nuevos datos en los próximos años, puesto que los hallazgos han continuado en las últimas campañas de campo. Nos esperan nuevas publicaciones de gran interés. Esta especie será una de las grandes estrellas del siglo XXI y aguardaremos expectantes lo que sus descubridores nos sigan revelando en los próximos años.

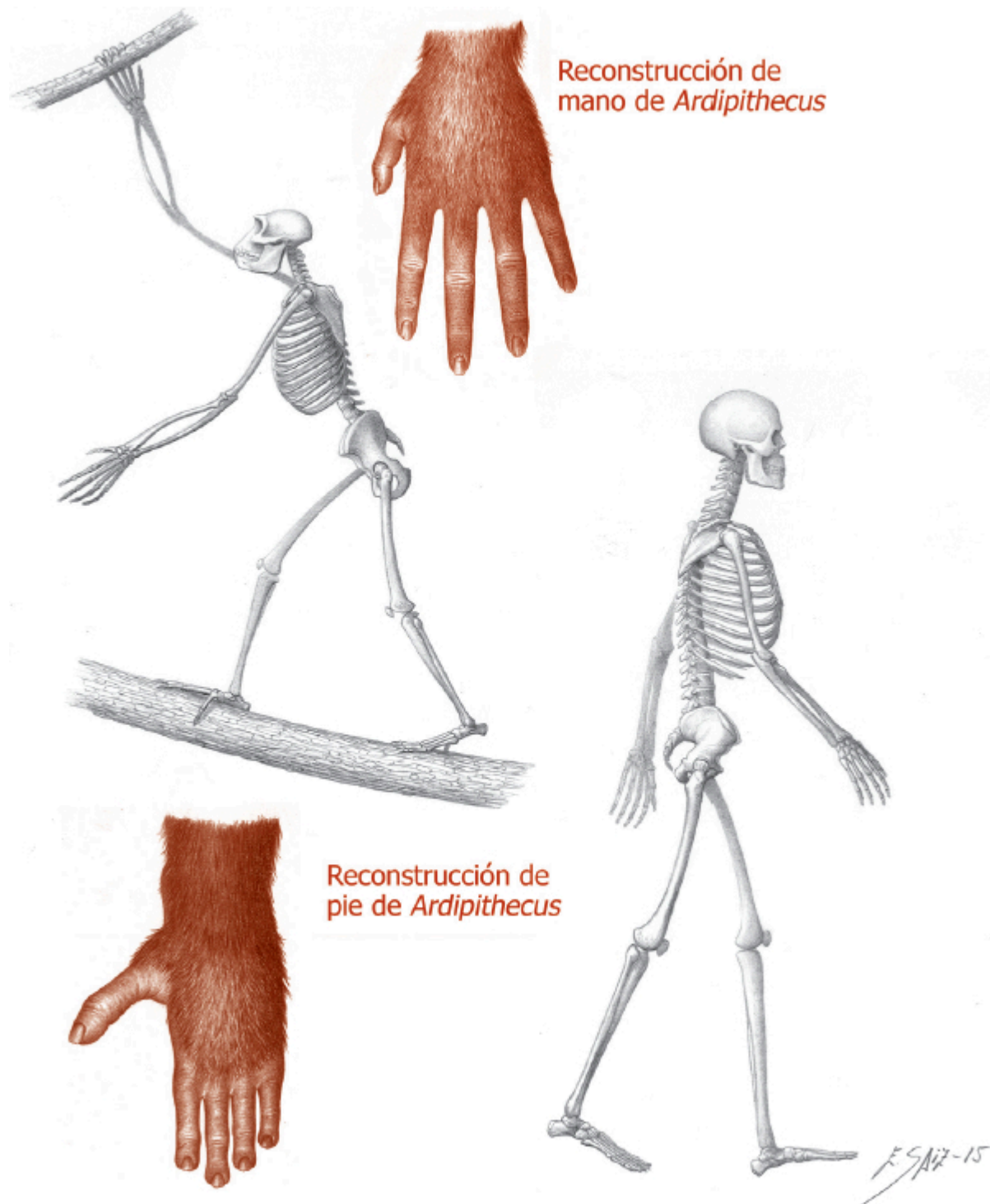


FIGURA 3.4. El esqueleto del género *Ardipithecus* presenta adaptaciones tanto a la locomoción bípeda como a la posibilidad de trepar con facilidad. Su pelvis o las extremidades son muy particulares y diferentes a las que observamos en el esqueleto de un humano actual. La baja estatura de *Ardipithecus* facilitaba sus posibilidades de moverse por los bosques de África y de encaramarse a los árboles ante cualquier peligro o para encontrar comida.
© Eduardo Saiz Alonso

En resumen, los cuatro primeros millones de años de nuestra genealogía nos muestran una gran diversidad de especies en África, que comparten un patrón común. Todas ellas son bípedas, aunque presentan adaptaciones específicas para trepar con facilidad y suspenderse de las ramas de los árboles. Esa posibilidad se fue perdiendo en favor de una locomoción bípeda más habitual a medida que las selvas retrocedían y eran sustituidas por extensas sabanas. La forma general del esqueleto postcraneal parece mantenerse a través del tiempo, con un tórax en forma de campana y unas extremidades superiores relativamente más largas que las nuestras cuando las comparamos con las extremidades inferiores. Además, todos los datos parecen sugerir una estatura baja en las hembras y algo mayor en los machos, como resultado de un dimorfismo sexual quizá no muy diferente del que muestran hoy en día los chimpancés. El cerebro no aumentó de volumen durante todo ese largo período de tiempo y se mantuvo con un tamaño similar al de los chimpancés, apenas superando los

400 centímetros cúbicos. Es muy posible que la dieta de nuestro antepasado común con los chimpancés tuviera un amplio espectro para digerir todo tipo de plantas, de manera que seguramente no fue difícil habituarse a consumir plantas C4 propias de sabanas y regiones secas cuando faltaron las selvas con plantas C3. Si se pudieran realizar reconstrucciones fiables del aspecto en vivo de todas las especies descritas en este capítulo tal vez tuviéramos dificultades para distinguirlas y tendríamos que detenernos en los detalles.

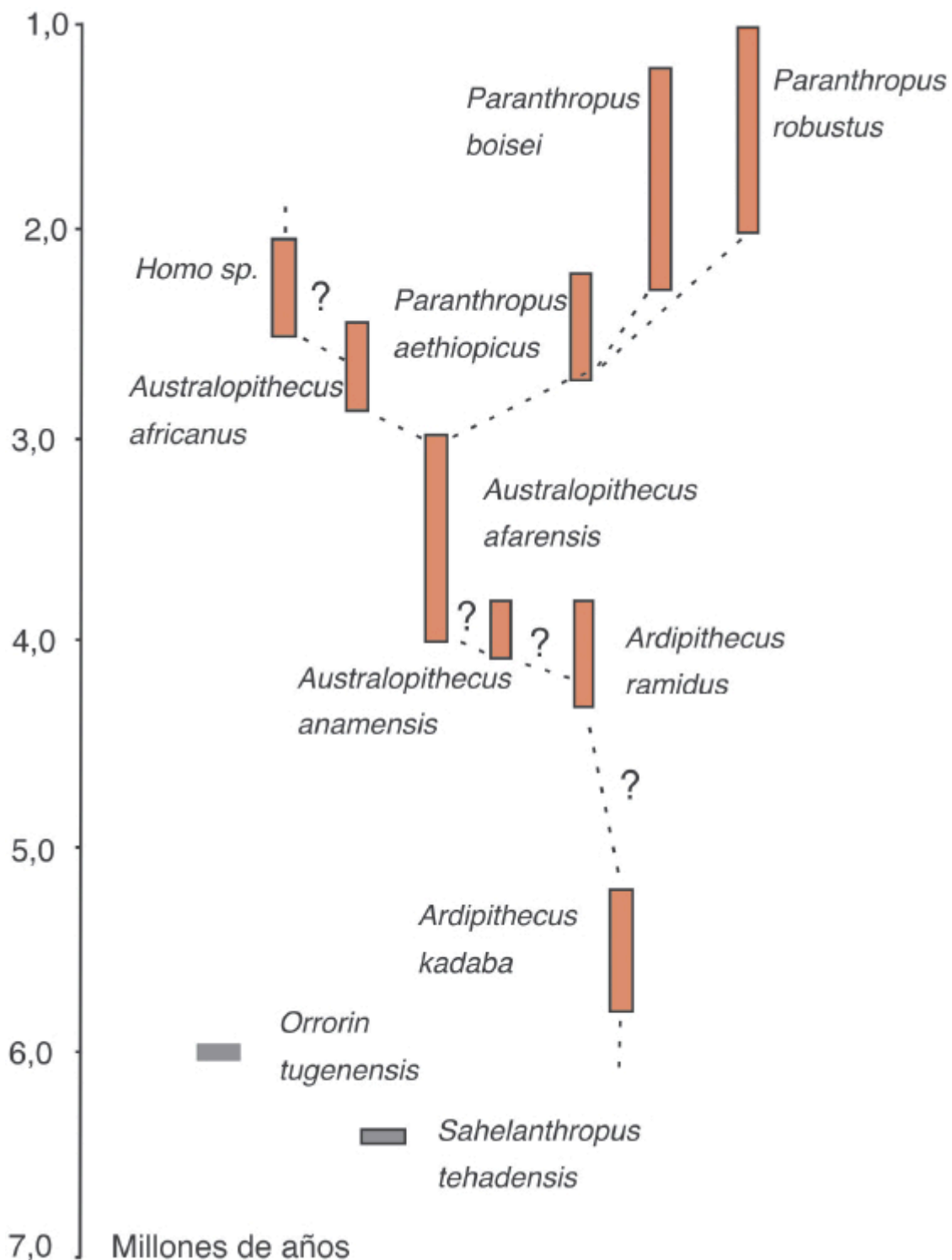


FIGURA 3.5. Esquema de las relaciones filogenéticas hipótéticas entre las diferentes especies de homínidos no pertenecientes al género *Homo*. La presencia de numerosos interrogantes en el esquema obedece al fuerte debate interno de los especialistas, muchos de los cuales no reconocen la validez de ciertas especies pobremente representadas en el registro fósil. No obstante, la existencia real de estos fósiles obliga a nombrarlos a la espera de nuevas evidencias. © Susana Sarmiento

Allegro agitato

Geodiversidad y biodiversidad

Las dos terceras partes de la historia de nuestro linaje evolutivo se desarrollaron en África. Este hecho no puede extrañarnos, porque la mayoría de las especies de mamíferos tienen una distribución geográfica bien definida y muy constante a lo largo de cientos de miles o millones de años. Las diferentes subespecies de chimpancé común (*Pan troglodytes*) tienen su hábitat en varias regiones de África, y todo apunta a que han permanecido en los mismos lugares durante los últimos seis millones de años. Los ardipitecos o los australopitecos no tuvieron motivos para expandir o modificar en gran medida su área de distribución y sus restos fosilizados probablemente se encontrarán siempre en las mismas regiones. Sin embargo, la geología nos enseña que el planeta ha tenido condiciones climáticas muy diferentes a lo largo de su existencia. Las especies continentales son especialmente sensibles a estos cambios y nuestros antepasados no fueron ajenos a lo que sucedió durante los últimos seis millones de años. África, nuestro hogar primigenio, sufrió las consecuencias de un cambio climático global, que se aceleró en torno a los 2,8 Ma. Las investigaciones de Peter deMenocal sobre el clima de África han sido clave para entender la historia y variabilidad de muchas especies, incluidas las del linaje humano.

Durante el Plioceno (hace entre 5,3 y 2,6 Ma) el clima de la Tierra se fue enfriando y se volvió más seco y estacional. Ésta es la situación en la que todavía se encuentra nuestro planeta. La Antártida se cubrió con su manto permanente de hielo, tal y como hoy en día la conocemos. África acusó también estos cambios y, según deMenocal, el clima subtropical estuvo marcado por oscilaciones húmedas y secas. Estábamos todavía en el inicio de la formación de las sabanas africanas. Sin embargo, los homínidos tenían un área de distribución muy concreta en las zonas más boscosas y apenas sufrieron las consecuencias de estos cambios. El problema llegó a finales del Plioceno. Las fechas de 2,8, 1,8 y 1 Ma aparecen en todas las investigaciones científicas como momentos clave para la fauna de África.

No existe acuerdo sobre las razones que motivaron, primero, la sucesión de cambios climáticos relativamente cortos y de baja intensidad y, más tarde, la alternancia de fases glaciales e interglaciares de larga duración y alta intensidad ocurridos en el último millón de años. Los trabajos de Milutin Milankovitch sobre las variaciones orbitales de la Tierra fueron y han sido esenciales en la teoría sobre el origen de las glaciaciones de los últimos tres millones de años. La teoría de los ciclos de Milankovitch incluye los cambios orbitales que se suceden cada cierto tiempo. Por ejemplo, las modificaciones en la oblicuidad del eje de la Tierra, que varían entre 22,1 y 24,5 grados, ¹ suceden cada 41.000 años y se corresponden muy bien con las alternancias climáticas ocurridas hace entre 2,8 y 1,2 Ma. La razón de los cambios en el clima está en la cantidad de radiación solar que recibe el planeta en cada región: cuanto mayor es la oblicuidad, mayor es la distinción entre los ciclos estacionales, mientras que una menor oblicuidad y diferencia en estos ciclos produce veranos frescos e inviernos suaves. Según la opinión de los expertos, los veranos suaves permitirían una acumulación progresiva de nieve y hielo en los continentes, que culminaría con un pico glacial cada 41.000 años.

La alternancia de fases cálidas y frías de 41.000 años fue ganando en intensidad y alcanzó su máximo hace 1,2 Ma. Entre esta fecha y hace 800.000 años el enfriamiento climático de las glaciaciones se aceleró de manera espectacular, comenzando así las alternancias climáticas de larga duración e intensidad muy elevada. Otros factores orbitales pudieron sumarse para desencadenar ese cambio. La excentricidad del recorrido de la Tierra en su órbita elíptica alrededor del Sol tiene un gran impacto en la cantidad de radiación que recibe el planeta. La excentricidad puede acercarse a cero, lo que implica una órbita prácticamente circular. Pero los efectos gravitacionales de Saturno y Júpiter condicionan también la elipticidad de la órbita terrestre. Obviamente, si la excentricidad

es elevada, a lo largo del año la Tierra estará más o menos alejada de la estrella que nos proporciona energía.² Las variaciones en la excentricidad de la Tierra producen ciclos de 415.000 y 100.000 años, en los que el planeta recibe mayor o menor cantidad de radiación en función de su distancia al Sol.

El eje de rotación de la Tierra también sufre cambios, muy similares a los que experimenta una peonza cuando gira sobre sí misma. Este cambio, denominado *precesión de los equinoccios*, supone un desplazamiento de la posición del eje de la Tierra, que traza una circunferencia completa aproximadamente cada 26.000 años. Por último, el plano de la eclíptica que percibimos desde la Tierra cuando observamos el aparente movimiento solar alrededor de nuestro planeta también sufre oscilaciones por el efecto de los demás planetas y en particular por la atracción de Júpiter. Estas oscilaciones tienen una periodicidad de 100.000 años, que curiosamente coinciden con la duración de las glaciaciones a lo largo del último millón de años.

Obviamente, las páginas de esta tercera sección del libro no pretenden debatir sobre la causa última de las glaciaciones, que sin duda obedecen a la combinación de éstos y otros factores. La explicación del comienzo y de la diversidad en la duración e intensidad de las glaciaciones representa un problema de enorme envergadura para los expertos. No podemos pretender su comprensión, pero es fundamental dejar constancia sobre las consecuencias que han tenido los cambios climáticos en nuestro devenir. Para empezar, es interesante recordar que la aridez de la enorme barrera desértica del Sáhara comenzó a formarse coincidiendo con el inicio de nuestra genealogía. Este hecho nos recuerda que los efectos climáticos planetarios del Plioceno comenzaron a influir en el continente africano hace casi seis millones de años. Como vimos en el capítulo anterior, es muy posible que los primeros homínidos no estuvieran expuestos a los cambios que posteriormente llegarían. Por el contrario la cifra de 2,8 Ma es clave en nuestra historia. Para entender el escenario en el que sucedieron los acontecimientos de esa historia tendremos que repasar algunos conceptos climáticos elementales.

El cinturón ecuatorial experimenta cambios estacionales muy importantes debido a los vientos monzónicos. Durante el verano la temperatura de los continentes alcanza valores muy elevados, que superan con creces la del agua de los océanos. En tierra firme el aire recalentado asciende con rapidez, dejando paso a vientos húmedos y frescos procedentes del océano. A pequeña escala y en regiones templadas es lo que llamamos brisas marinas, que por ejemplo notamos al atardecer en cualquier playa del Mediterráneo. A gran escala, como sucede en África y en Asia, se produce la entrada de enormes masas de aire cargadas de humedad, que descargan de manera violenta sobre el interior del continente. En la actualidad, los veranos de África están marcados por lluvias torrenciales en una franja de 20 grados de latitud por encima del ecuador, que son más intensas entre junio y septiembre. El resto del continente sufre sequías importantes. Durante el invierno las lluvias son más abundantes por debajo del ecuador, casi hasta el extremo sur del continente. Por descontado, el Sáhara carece de lluvias durante todo el año y el este de África las recibe por influencia del océano Índico. En el oeste y centro de África crecen selvas tropicales bien regadas durante todo el año. En el este las lluvias monzónicas quedan frenadas por las cadenas montañosas que jalonan el Gran Valle del Rift y el paisaje está dominado por las sabanas.

El continente africano comenzó a romperse hace unos 30 Ma, durante el Mioceno. Desde entonces se ha producido una fractura de 4.500 kilómetros de longitud, que comienza a la altura de las costas del actual estado de Mozambique y finaliza en el Corredor Levantino, en el valle del río Jordán, recorriendo el fondo del mar Rojo. Esta fractura, con forma de Y griega, se sigue muy bien por la presencia de cadenas de montañas, como las Virunga, Mitumba y Ruwenzori, y por los grandes lagos, como el Tanganica, Megadi, Nakuru, Bogoria o Turkana. Estos lagos representan el preludio de la separación completa de una gran parte del este de África dentro de varios millones de años. No cabe duda de que el desarrollo del Gran Valle del Rift ha sido trascendental en nuestra evolución. La gran mayoría de los yacimientos de homínidos africanos posteriores a 2,5 Ma se localizan al este de la fractura, donde el clima ha sido muy distinto al de las regiones del oeste de África.

Las variaciones climáticas en el este de África se conocen cada vez mejor gracias a los sondeos marinos que se realizan cerca de las costas africanas. Estos sondeos recogen todo tipo de información sobre las plantas, aridez, humedad o temperatura de regiones concretas. La fotografía global de los últimos 2,5 Ma sugiere que el este de África estuvo dominado por plantas de tipo C4 y cubierto por praderas de tipo sabana, como las que conocemos en la actualidad. Con más detalle,

los expertos están siendo capaces de detectar alternancias climáticas extremas, en las que los grandes lagos del Valle del Rift se desecaban o rebosaban de agua. La diversidad en los homínidos africanos entre 2,5 y 1,5 Ma podría estar relacionada con estos cambios.

Parántropos: el arte de sobrevivir

Los parántropos, que surgen hace aproximadamente 2,5 Ma con la especie *Paranthropus aethiopicus*, representan un linaje muy particular. En 1938 el paleontólogo Robert Broom bautizó con este nombre genérico a ciertos homínidos hallados en el yacimiento sudafricano de Kromdraai. Durante algún tiempo los especímenes de *Paranthropus* fueron incluidos por otros especialistas en el género *Australopithecus*. Sin embargo, hacia la década de 1980 volvió a imponerse la idea de que este linaje tiene rasgos biológicos suficientemente distintos como para incluirlos en un género aparte. Los expertos en este tramo de la evolución humana consideran que los parántropos derivan de la evolución de la especie *Australopithecus afarensis* en el este de África. Los primeros parántropos se diversificaron a su vez en al menos dos especies más: *Paranthropus robustus*, que habitó en el sur del continente hace entre 2 y 1,5 Ma, y *Paranthropus boisei*, que vivió en el este de África hace entre 2,3 y 1,2 Ma. Su estatura pudo alcanzar hasta 150 centímetros y sus brazos siguieron siendo proporcionalmente más largos que en nuestra especie. Sin embargo, y tras el estudio de algunas falanges de sus dedos, Randall Susman llegó a la conclusión de que los parántropos tuvieron pinza de precisión para manipular objetos. No obstante, hasta el momento ningún arqueólogo les atribuye la capacidad para fabricar herramientas.



FIGURA 3.6. Representación del ejemplar OH 5 del yacimiento de Olduvai, en Tanzania. Este ejemplar fue encontrado en 1959 por Mary Leakey y atribuido al género *Zinjanthropus*. Más adelante, fue incluido en el género *Paranthropus* y representa el ejemplar tipo (holotipo) de la especie *Paranthropus boisei*. Las partes que aparecen en color rojizo son añadidos artificiales, que permiten completar las regiones que le faltaban al cráneo. La cara ancha y aplanada, así como la quilla sagital de los parietales para la inserción del músculo temporal, son los rasgos más sobresalientes de este cráneo y de todos los parántropos. © Eduardo Saiz Alonso

El cerebro de los parántropos creció de manera isométrica en consonancia con un aumento moderado de su tamaño corporal. La capacidad de su caja craneana tiene un rango entre unos 400 centímetros cúbicos en la especie más antigua, *Paranthropus aethiopicus*, y hasta casi 550 centímetros cúbicos en *Paranthropus boisei*. El esqueleto facial de los parántropos, y en particular la mandíbula y los premolares y molares, se desarrollaron de manera desproporcionada. Los músculos relacionados con la masticación, maseteros, pterigoideos y temporales, alcanzaron un tamaño y una potencia en consonancia con el tamaño de la mandíbula. Los músculos temporales se insertaban en una quilla sagital que recorría la parte superior del cráneo, similar a la que tienen los gorilas. Los arcos zigomáticos, muy robustos, estaban arqueados para dejar paso a las fibras de los músculos masticadores. Su cara, muy aplanada, alta y sin proyección de los huesos nasales, les daba un

aspecto muy particular. Es evidente que los parántropos se adaptaron a vivir en unas condiciones diferentes a las que hasta ese momento habían sido normales para el resto de los homínidos, aprovechando los escasos recursos vegetales de las tierras que habitaron. Sus dientes adoptaron una forma de crecimiento muy rápida, que recuerda a la de los dientes deciduos (de leche) de otros homínidos. Este hecho, unido al gran tamaño de premolares y molares de esmalte muy grueso nos hace pensar en una dieta basada fundamentalmente en vegetales de consistencia dura y abrasiva. Los incisivos y caninos eran en cambio muy pequeños, probablemente como una consecuencia secundaria del aplanamiento de la cara y no como una adaptación particular de los parántropos. Estos homínidos no compitieron con otras especies de la genealogía humana, que prosperaron en el mismo tiempo y lugar.

La primera piedra de un nuevo edificio

Hace algo más de 2,5 Ma y en paralelo a la evolución de los parántropos, surgió en África un nuevo linaje humano, que a la postre daría lugar a nuestra propia especie. Muy probablemente esta nueva genealogía se formó a partir de la evolución de alguna especie del género *Australopithecus*. El género *Homo*, sin embargo, se puede reconocer sin ningún género de duda en niveles de yacimientos con menos de 2 Ma. En 1964 Louis Leakey, Philip Tobias y John Napier dieron a conocer en la revista *Nature* la nueva especie *Homo habilis* a partir de los especímenes hallados en la garganta de Olduvai, en Tanzania. Aunque en las dos últimas décadas varios investigadores han reclamado que *Homo habilis* fuera considerada como una especie más del género *Australopithecus*, lo cierto es que la fuerza de la costumbre ha impedido que esta reclamación tuviera demasiados seguidores. Los argumentos esgrimidos ya en 1999 por especialistas como Bernard Wood y Mark Collard se basan en el hecho bien probado de que los miembros de *Homo habilis* tuvieron un crecimiento y un desarrollo muy similares a los de los australopitecos. Para estos investigadores, los pequeños *habilis* no habían pasado los límites exigibles a una especie para considerarla en el ámbito de un nuevo género. Sin embargo, los especímenes hallados en Olduvai tenían rasgos distintivos que resultaban muy convincentes.

Por otro lado, y gracias a los datos del registro arqueológico, sabemos que algo importante estaba sucediendo en África en el lapso de tiempo que transcurre entre hace 3 y 2 Ma. Vayamos por partes.

Las herramientas de piedra halladas en la base de la secuencia geológica de la garganta de Olduvai tienen una antigüedad de 1,8 Ma. Se trata de percutores, cantos tallados, lascas simples o retocadas y los núcleos de las que se extrajeron. La tecnología es relativamente sencilla, pero implica un cambio sustancial con respecto a las herramientas que utilizan los chimpancés de manera ocasional. La tecnología Olduvayense, como se la conoce desde la década de 1960, implica la transformación de la materia prima con una finalidad y mediante una cuidadosa y elaborada planificación. Los chimpancés utilizan palos y piedras. En esta tarea existe por supuesto un plan determinado. Pero los humanos llegamos más lejos al planificar la elaboración de las herramientas, con el objetivo de obtener una mayor eficacia. Esta elaboración implica una transformación de las propiedades de la materia y supone un salto cognitivo en apariencia digno de tener en consideración.

Las investigaciones en yacimientos de Kenia (Turkana) y Etiopía (Omo) envejecieron hasta 2,3 Ma la aparición de la tecnología lítica, aunque los datos más antiguos fueron aportados por las excavaciones de Sileshie Semaw y proceden de las localidades OGS-6 y OGS-7 de la región de Gona, un afluente del río Awash, en Etiopía. Las dataciones en estas localidades llegan hasta 2,6 Ma. La mayoría de las herramientas están realizadas con materiales de origen volcánico e incluyen los mismos tipos que en Olduvai. La selección de los materiales denota una planificación compleja, mientras que la secuencia de golpes acompañados con un percutor para conseguir la pieza deseada sugiere gran habilidad. Es evidente que el hallazgo de instrumentos de piedra aún más antiguos es sólo cuestión de tiempo, como veremos enseguida. Además, llama la atención el hecho de que la tecnología Olduvayense no hubiera experimentado cambios sustanciales durante casi un millón de años en África. Los humanos que exportaron esa tecnología fuera de África, que hoy en día se conoce como Modo 1, tampoco llevaron a cabo innovaciones en la producción de herramientas. La talla de la piedra permaneció en Eurasia con un grado de complejidad casi similar hasta hace unos

800.000 años.

Las dudas sobre la especie que fabricó las herramientas de Gona y de otros yacimientos de Kenia y Etiopía persistirán mientras no se refuerce la hipótesis de que la mandíbula L.D. 350-1 de Ledi-Geraru pertenece al género *Homo*. La morfología de esta mandíbula es muy sugerente y no tendríamos que dudar sobre su atribución taxonómica. No obstante, sería interesante apoyar esta hipótesis con un número razonable de ejemplares procedentes de éste o de otros yacimientos de la misma antigüedad. Algunos arqueólogos sugieren que los miembros de alguna especie de *Australopithecus* e incluso de *Paranthropus* fueron los responsables de la fabricación de los instrumentos de piedra más antiguos de la genealogía humana ¿Por qué no podría ser así? El trabajo publicado por Matthew Skinner con otros colegas en la revista *Science* en enero de 2015 apunta en esa dirección. Skinner y sus colegas han estudiado la densidad y distribución de la trabécula ósea de los pocos metacarpos conservados de *Australopithecus africanus* y *Paranthropus robustus* y han comparado los resultados con los de *Homo sapiens* y *Pan troglodytes*. Las investigaciones de Skinner parten de varios hechos bien conocidos. El hueso sufre cambios importantes durante su crecimiento y a lo largo de la vida. Esos cambios tienen una base genética, pero también un fuerte componente ambiental. El trabajo al que se someten los huesos determina en parte su aspecto externo e interno. Los huesos responden al ejercicio físico y a la función que se realice con asiduidad. La trabécula ósea interna no es ajena a estas cuestiones y puede estudiarse con enorme detalle gracias a la técnica de microtomografía computerizada (micro-CT), donde las imágenes obtenidas se digitalizan y pueden ser analizadas mediante potentes ordenadores.

Skinner y sus colegas han observado que la densidad de la trabécula ósea de los metacarpos de australopitecos y parántropos es similar a la de los chimpancés. Estos datos confirman lo que nos dice la morfología: nuestros ancestros eran capaces de trepar, agarrándose a las ramas con una fuerza enorme. Pero la distribución de la trabécula ósea de los metacarpos en australopitecos y parántropos es muy similar a la nuestra y diferente a la de los chimpancés. Puesto que la orientación de las trabéculas está condicionada por la dirección de la fuerza que se ejerce sobre ellas, cabe la posibilidad de inferir la función que realizaban los huesos de las manos de nuestros antepasados. Del estudio de Skinner y sus colegas se desprende que tanto los australopitecos como los parántropos fueron capaces de fabricar instrumentos. La conclusión de Skinner podría explicar la presencia de herramientas en épocas tan remotas, en ausencia de especies confirmadas del género *Homo*. Quizá los australopitecos fueron los primeros en iniciar la era de la tecnología.

Tenemos que estar preparados para admitir la posibilidad de que los australopitecos, y tal vez otros homínidos, fabricaran herramientas de piedra. En el momento de redactar estas líneas, hemos conocido las revelaciones de la arqueóloga Sonia Harmand (Universidad de Stony Brook, Nueva York) en la reunión anual de la Sociedad de Paleoantropología de EUA en San Francisco (14-15 de abril de 2015). Esta investigadora ha relatado el hallazgo de varios centenares de herramientas en el yacimiento de Lomekwi 3, próximo al lago Turkana, en Kenia. Este yacimiento de Lomekwi 3 se ha datado en 3,3 Ma, por lo que la aparición de la tecnología tendría raíces aún mucho más profundas. Quizá no nos quede más remedio que admitir de una vez por todas que la tecnología no ha sido exclusiva del género *Homo*, sino de *Australopithecus* y tal vez de algún otro género de nuestra genealogía. La ecuación: cerebro grande = tecnología, manejada hasta el momento, no tiene por qué ser correcta. Los chimpancés usan herramientas con notable destreza. El «salto mental» que supone golpear una piedra para obtener un filo cortante puede parecer gigantesco, o quizá no lo es tanto. Los chimpancés cazan y devoran presas de manera ocasional, como seguramente lo hicieron nuestros antepasados más lejanos en el tiempo cuando aún vivíamos en los bosques africanos. Sin embargo, la necesidad de vivir en espacios abiertos y de consumir con más frecuencia la carne de animales pudo ser un aliciente para que las especies de *Australopithecus* dieran ese salto cognitivo. Cabe pensar en la posibilidad de que un golpe fortuito diera lugar a un filo cortante. El homínido que lo produjo comprobó entonces las nuevas posibilidades que ofrecía ese filo. Sabemos que los diferentes grupos de chimpancés tienen comportamientos muy particulares, que muchos especialistas consideran como una prueba de que nuestros parientes tienen cultura. Es posible que la producción casual de una arista afilada fuera adoptada por todos los miembros del grupo como parte de su cultura. Poco a poco la innovación se habría extendido a otros grupos y culminó con la producción sistemática de herramientas. En otras palabras, la tecnología pudo ser un hecho casual, que originó una cascada de nuevas conexiones neuronales sin necesidad de aumentar el tamaño del cerebro. Sea como fuere, y a juzgar por las evidencias que

van surgiendo en distintos puntos de África, la impresión de quien firma estas líneas es que nos encontramos ante un cambio de paradigma y que el concepto de ser humano tendrá que sufrir una profunda revisión.

Ésta es una buena reflexión para los investigadores del futuro, pero no es menos interesante preguntarse por el uso de tales instrumentos. Esa cuestión parece bien resuelta, porque las herramientas aparecen asociadas a restos fósiles de grandes herbívoros que muestran las marcas de los filos de los cuchillos de piedra. Ejemplos de interés aparecen en el yacimiento de Bouri, en la región del curso medio del río Awash, con una cronología de 2,5 Ma. También se observan los mismos patrones en el propio yacimiento de Gona, que puede ser unos 100.000 años más antiguo que Bouri y donde se procesaron varios ejemplares de équidos. Desde hace varias décadas, científicos como Lewis Binford, Jean de Heinzelin, Pat Shipman, Yolanda Fernández-Jalvo o Manuel Domínguez-Rodrigo se han ocupado de estudiar las marcas que se observan en la superficie de los huesos fósiles y, en particular, cerca de las articulaciones. Con la introducción de las técnicas de microscopía electrónica se pudo caracterizar con enorme detalle la morfología de estas marcas. Sin duda, se trata de los estigmas que dejaron los homínidos al actuar sobre los cadáveres de los animales para cortar trozos de carne, seccionar tendones o golpear las cañas de los huesos largos y extraer la médula. En general, los animales procesados corresponden a diferentes especies de mamíferos de gran talla: elefantes, hipopótamos, rinocerontes, caballos, ciervos, gacelas, bisontes, etc. Por ejemplo, en un trabajo reciente de 2013, Mohamed Sahnouni y su equipo de colaboradores han descrito evidencias muy claras del procesamiento de cadáveres de grandes mamíferos en el yacimiento de El-Kherba, cerca de Ain Hanech, en el norte de Argelia. Este yacimiento tiene una antigüedad de 1,8 Ma y prueba que la práctica del consumo de carne de mamíferos de gran talla se había extendido por todas las regiones africanas donde vivían los humanos.

Enseguida nos surgen varias dudas. ¿Se alimentaban los australopitecos con la carne de estos animales?, ¿o fueron representantes desconocidos del género *Homo* los autores de estos festines carnívoros? La posibilidad de que los australopitecos consumieran proteínas de origen animal es una hipótesis muy plausible, porque los chimpancés también ingieren una cierta cantidad de carne, incluyendo la de otras especies de primates. La práctica esporádica de canibalismo también se ha observado en los chimpancés. Otra cuestión es el acceso a estos grandes mamíferos. Es probable que el empeoramiento climático obligara a los australopitecos a conseguir recursos cárnicos en medios abiertos. O quizá fueron los primeros y desconocidos miembros del género *Homo* los que incrementaron la ingesta de carne. Además, queda la duda planteada hace varias décadas sobre la posibilidad de que los homínidos no fueran grandes cazadores, sino carroñeros activos o pasivos. El tamaño de los australopitecos o de los habilinos (*Homo habilis*) no parece el más apropiado para cazar elefantes o rinocerontes, ni aun actuando en grupos bien organizados. Es por ello que algunos científicos plantearon la posibilidad de que los homínidos consiguieran la carne de esos animales bien aprovechando las carcasas abandonadas, bien disputando los recursos a otros carroñeros.

La hipótesis que Lewis Binford y Richard Potts plantearon en los años ochenta del siglo xx ha sido objeto de fuertes debates. Ellos y otros muchos expertos han postulado que nuestros primeros antepasados del género *Homo* sólo tuvieron la posibilidad de acceder a los cadáveres de grandes mamíferos matados por otros animales. En otras palabras, los habilinos fueron catalogados como carroñeros de las sabanas. Esta visión de nuestros antepasados ha permanecido como una hipótesis robusta durante años. El papel de los carroñeros no tiene «buena prensa», a pesar de que buitres, alimoche, quebrantahuesos, hienas y multitud de pequeños organismos se encargan de limpiar el entorno de materia orgánica en putrefacción. Los buitres y las hienas representan el ejemplo mejor conocido por todos como carroñeros activos, que se nutren de cadáveres completos o devorados a medias por predadores. En el primer caso, los carroñeros pueden matar por sí mismos aprovechando la debilidad por enfermedad o vejez de algún animal. En otros casos, los ojeadores del cielo estarán alerta de alguna presa parcialmente devorada, a la que acudirán tanto ellos como otros carroñeros. En todas las ocasiones, unos y otros participan de una rivalidad activa para conseguir algún bocado del animal caído.

Puesto que muchos investigadores son incapaces de imaginar a un pequeño grupo de habilinos disputando la comida a buitres y hienas, se han propuesto variaciones de la hipótesis del «hominino carroñero». Algunos han optado por asignar un papel de carroñeros pasivos a nuestros antepasados. Esta hipótesis alternativa asume que nuestros ancestros estaban atentos a las matanzas de los tigres dientes de sable (*Homotherium*), cuyos enormes caninos les impedían devorar por completo a sus

presas. El resto sería consumido por los pequeños habilinos y otras especies de nuestra genealogía. La clave reside en que los tigres dientes de sable seguramente cazaban en bosques relativamente cerrados, donde sus presas no quedaban expuestas a la agudeza visual de los carroñeros voladores.

Sobre la posibilidad de que hubiéramos pugnado de manera activa por pequeñas cantidades de carne adheridas a los huesos de las presas se pueden plantear algunas dudas. No sólo por la dificultad que entrañaría la lucha encarnizada por conseguir un bocado, sino porque mucha de la carne encontrada en las sabanas estaría en estado de descomposición. Los buitres tienen un aparato digestivo perfectamente adaptado para consumir carroña, a pesar de su alto contenido en bacterias de gran toxicidad, como el propio ántrax (*Bacillus anthracis*) o representantes de los géneros *Fusobacterium* y *Clostridium*. Otros vertebrados y nosotros mismos podríamos morir con la ingesta de materia orgánica infectada por estos microorganismos. Surge entonces una pregunta inevitable: ¿tuvimos los primeros representantes del género *Homo* este tipo de adaptaciones protectoras en el aparato digestivo? Y si es así, ¿por qué las perdimos?

En mi opinión, no podemos descartar que nuestros antepasados tuvieran la fortuna de acceder a presas muertas de manera natural o a restos de animales cazados por otros predadores, pero todavía con carne y grasa en condiciones de cierta salubridad. Sin embargo, seguramente también fuimos capaces de capturar otros vertebrados, incluidos los especímenes juveniles, así como de enriquecer la dieta con multitud de invertebrados en las orillas de lagos y ríos, que se añadirían con menor peligrosidad a nuestro menú. No hay razones lógicas en la necesidad de adaptar nuestro aparato digestivo para consumir materia orgánica en putrefacción, y luego perder enseguida esa capacidad cuando llegamos a compartir el «trono cinegético» con los grandes predadores del viejo mundo. La hipótesis del homínido carroñero resulta entonces poco *parsimoniosa*, porque implica varios pasos evolutivos complejos y contradictorios.

Por otro lado, en un párrafo anterior se hablaba de la posible capacidad de los parántropos para manipular objetos con precisión y de su hipotética habilidad para fabricar instrumentos. Este mismo debate no se ha producido con los australopitecos, a los que nadie ha considerado como potenciales fabricantes de utensilios de piedra. Quizá las cosas cambien con los hallazgos realizados en el yacimiento de Lomekwi 3. De momento todos los expertos están de acuerdo en que la capacidad tecnológica está bien desarrollada en los especímenes de *Homo habilis* de Olduvai, como nos indica el estudio de los huesos de la mano. Los cambios anatómicos en la mano son imprescindibles para manipular objetos con precisión. Estas modificaciones implican el desarrollo de los músculos aductores y flexores del pulgar, el primer dedo de la mano, así como del músculo flexor largo del pulgar, que se origina en el radio y se inserta en la base de la falange distal de este dedo. En los chimpancés no existe este músculo, y su función es asumida por un tendón (*flexor digitorum profundus*). Estos cambios anatómicos son muy evidentes y afectan al desarrollo y fuerza muscular del pulgar y al incremento de su tamaño para conseguir oponerse a los demás dedos de la mano y, en particular, al dedo índice. Sin estas modificaciones anatómicas sólo es posible realizar la pinza de presión, que permite sujetar objetos con la mano, pero no su manipulación precisa. De ahí que la posibilidad de la fabricación de utensilios de piedra por parte de los australopitecos requiera la demostración, más allá de toda duda razonable, de que estos homínidos tenían pinza de precisión o, cuando menos, una capacidad más desarrollada que la de los chimpancés para manipular objetos. Evidentemente, las herramientas de Lomekwi 3 llevarán a estudios más profundos de la mano de los australopitecos y de los parántropos.

En definitiva, la fabricación sistemática de herramientas de piedra, el consumo de carne de grandes mamíferos y la pinza de precisión parecen haberse originado hace algo más de 2,5 Ma. Esta época seguirá siendo un enigma y estaremos atentos a cualquier hallazgo que pueda contrastar la hipótesis del surgimiento de los homínidos precursores del género *Homo*. Se trata de un reto importante, porque los habilinos de Olduvai tenían un cerebro nada menos que un 40-50 % más grande que el de los australopitecos. Es evidente que este salto no se produjo de la noche a la mañana, sino que pudo gestarse a lo largo del período que media entre 2,5 y 1,8 Ma. En el capítulo «Presto» veremos las posibles razones biológicas que explican el incremento del tamaño cerebral, pero en este punto no podemos sino tratar de dar una explicación a un hecho en apariencia muy brusco en términos evolutivos.

Como se mostró en la segunda sección de este libro, sabemos bien que todos los seres vivos tienen un potencial genético, capaz de ser utilizado en momentos de crisis para lograr su adaptación a nuevas circunstancias. El progresivo incremento de la aridez del este de África tuvo

que suponer un reto importante para todas las especies que allí habitaban. Las plantas C3 de los bosques fueron sustituidas por herbáceas, arbustos y árboles resistentes a largas sequías, que reverdecen con la llegada periódica de las lluvias. Conocemos muy bien las diferencias entre los ecosistemas de bosque cerrado y las sabanas. Los recursos son muy diferentes y las especies animales que los pueblan no son las mismas. Si buscamos una explicación plausible al incremento del tamaño cerebral, tendremos que pensar tanto en los nutrientes que necesitamos para que el cerebro pueda crecer como en la selección positiva de un órgano «muy caro» de mantener en términos energéticos. Por descontado, la leche materna tiene todos los ingredientes necesarios para el desarrollo del cerebro de sus hijos. Pero las madres han de acceder antes a los nutrientes adecuados, como los ácidos grasos omega 3 o el ácido docosahexaenoico (DHA). Estas moléculas se pueden obtener de ciertas plantas, pero también de peces de agua dulce.

Por otro lado, los homínidos tuvieron que modificar su comportamiento para conseguir alimentos menos predecibles que los que se encuentran en el interior de los bosques. Si necesitamos estrategias elaboradas para obtener un alimento, algo tiene que cambiar en nuestro cerebro. Los animales se mueven y son peligrosos. Si estos animales constituyeron una parte sustancial de la dieta de los homínidos es evidente que nuestros ancestros tuvieron que mejorar sus prestaciones cognitivas. El aumento del tamaño y de la complejidad cerebral resulta previsible en estas circunstancias. Como explicaremos enseguida, se ha relacionado el incremento del cerebro con el aumento en el tiempo de crecimiento y la complejidad del desarrollo. Sin embargo, los homínidos consiguieron incrementar su cerebro de manera exponencial sin necesidad de modificar la duración de su trayectoria ontogenética. Esta conclusión fue demostrada en investigaciones realizadas en la década de 1980, que explicaremos más adelante en este mismo capítulo. El período infantil pudo tener la misma duración que en los australopitecos, porque el canal del parto era suficientemente holgado como para permitir el alumbramiento de crías con un cerebro mayor.

Como resumen de lo anterior, todo apunta a un salto evolutivo considerable en un período de medio millón de años. En términos geológicos, este intervalo es una nimiedad. Pero en términos biológicos es un tiempo razonable para especies continentales, expuestas a notables cambios ambientales en su ecosistema, y un tiempo corto en relación a toda la longevidad de nuestra genealogía. A partir del límite temporal de los dos millones de años, la evolución humana deja de ser «aburrida» y entra en un frenesí de acontecimientos.

Preparados para el primer viaje

Un suceso trascendental de esa época está relacionado con la primera migración bien documentada de los homínidos fuera del continente africano. Esta expansión sucedió a través del Corredor Levantino siguiendo el curso del Gran Valle del Rift. Como en el Big Bang del origen del Universo, tras la explosión evolutiva de finales del Plioceno llegó la expansión de nuestra genealogía, que aún no ha cesado. Si entonces éramos unos pocos millares de seres humanos viviendo en África, ahora ya somos más de 7.000 millones habitando todo el planeta.

Hasta mediados de la última década del siglo pasado se postulaba que esa primera expansión fuera de África había sido protagonizada hace un millón de años por humanos de elevada estatura, capaces de recorrer largas distancias en poco tiempo, y con un cerebro de dimensiones en torno a los 900 centímetros cúbicos. Esta hipótesis tuvo que ser rechazada gracias a los descubrimientos realizados casualmente en el yacimiento de Dmanisi en la República de Georgia, prácticamente a los pies del Cáucaso. El primer hallazgo se produjo en 1991, con motivo de una excavación paleontológica dirigida por Leo Gabounia y Abesalom Vekua en los alrededores de un castillo medieval próximo a la aldea de Dmanisi. Este lugar está situado a unos 90 kilómetros al sur de Tbilisi, la capital de la República de Georgia. Después de casi nueve años de incertidumbre sobre la antigüedad del yacimiento y la posición filogenética de los restos humanos, la comunidad científica reconoció finalmente que los cinco esqueletos hallados hasta el momento en el yacimiento de Dmanisi tienen una cronología de 1,8 Ma. La extensión de esta tercera sección del libro no permite detenerse en los detalles de la historia de los hallazgos, la descripción de los restos y el debate sobre la posibilidad de que se hayan recuperado los restos fósiles de dos especies humanas diferentes en Dmanisi. Sin embargo, es necesario explicar que los homínidos de este yacimiento tenían un cerebro cuyo volumen está entre 600 y 780 centímetros cúbicos. Es decir, el tamaño de sus cráneos

es muy similar al de *Homo habilis* y su estatura se cifra en torno a los 140-150 centímetros. En otras palabras, los primeros humanos en salir fuera de África no cumplían las exigencias que se pensaron en un principio. Ni eran demasiado altos ni su cerebro era demasiado grande. Pero, entonces, ¿por qué se produjo esa expansión de los humanos fuera de África?

Es posible, como piensan algunos investigadores, que la diversidad de homínidos en los ecosistemas del Gran Valle del Rift produjera una competencia por el espacio y los recursos, lo que obligó a ciertas poblaciones a moverse hacia el norte. Recordemos que muchos especialistas reconocen hasta tres especies del género *Homo* en torno a 1,91,8 Ma: *Homo habilis*, *Homo rudolfensis* y *Homo ergaster*. La especie *Australopithecus sediba*, encontrada, descrita y definida recientemente en Sudáfrica, no habría competido con estas especies a pesar de que su cronología se ha cifrado en casi 2 Ma: su hábitat se sitúa a varios miles de kilómetros del este de África. *Homo rudolfensis* sigue siendo una incógnita, porque el único ejemplar bien conocido es el cráneo KNM-ER 1470, encontrado en 1972 por el equipo de Richard Leakey en la orilla oriental del lago Turkana. Este cráneo tiene una capacidad craneana de 750 centímetros cúbicos y una cara grande y aplanada, diferente de la que presentan los ejemplares de *Homo habilis*. Quizá KNM-ER 1470 perteneció a una especie distinta, como reconocen muchos investigadores, y su nicho ecológico fue diferente al de los habilinos. Por último, nos queda la especie *Homo ergaster*, que algunos paleoantropólogos prefieren incluir en *Homo erectus*. Puesto que este debate taxonómico nos parece totalmente estéril y sin vías razonables de solución, lo dejaremos a un lado y nos centraremos en aspectos de mayor interés para nuestro devenir evolutivo. En cualquier caso, y para evitar equívocos, usaremos la denominación taxonómica *ergaster* para distinguirla de los humanos que examinaremos más adelante.

Quizá esta diversidad no fue el factor decisivo para explicar la primera expansión de los homínidos fuera de África. Es probable, en cambio, que la dieta fuera el motivo que indujera una mayor movilidad de los grupos humanos. Si su comida se movía, ellos también tendrían que hacerlo. Algunas especies de herbívoros emigraron hacia el norte del Gran Valle del Rift y los humanos posiblemente siguieron sus pasos. Sin embargo, cuando se realiza un estudio de la fauna encontrada en Dmanisi apenas se encuentran especies de origen africano. Sin descartar esta última posibilidad, aún nos queda una tercera hipótesis. Es posible que en ese tiempo se produjese un crecimiento demográfico de los homínidos, así como una escasez de recursos coincidiendo con algún período de mayor aridez. En este posible escenario surgió la necesidad de ampliar el hábitat de los homínidos, que tuvieron que moverse por territorios de mayor extensión. No es necesario pensar en una rápida migración para explicar la salida de África. A razón de tan sólo un kilómetro anual se puede alcanzar la cordillera del Cáucaso en 6.000 años desde las regiones ocupadas en la actualidad por el estado de Etiopía, una nimiedad en comparación con la longevidad de una especie. Todos los datos paleoecológicos apuntan a que la región de Dmanisi representaba entonces uno de esos reductos de clima benigno y recursos abundantes, que caracterizaron el hemisferio norte durante el Mioceno. Un verdadero paraíso, como bien apunta el paleontólogo español Jordi Agustí en sus investigaciones de la microfauna y las condiciones climáticas de Dmanisi. La investigadora Marie Antoinette de Lumley ha bautizado a los homínidos de Dmanisi con el nombre específico de *Homo georgicus* basándose en el ejemplar de mayor tamaño (mandíbula D 2600), cuyas dimensiones son significativamente mayores que las de las mandíbulas más pequeñas. Los cráneos correspondientes a estas mandíbulas tienen notables similitudes con los de la especie *Homo ergaster* y reminiscencias indudables de *Homo habilis*. En cambio, el cráneo 5 (formado por los ejemplares D 2600 y D 4500) tiene un tamaño notablemente superior y un desgaste dental muy peculiar y diferente al de los demás individuos. Este cráneo resulta una verdadera incógnita por su descomunal aparato masticador. Quizá la diversidad que aparece en Dmanisi está reflejando la propia diversidad de África. El tiempo se encargará de dar una respuesta.

Hacia nuevas formas de ser humano

Como se dijo anteriormente, *Homo ergaster* es la denominación que muchos utilizan para nombrar los restos fósiles africanos comprendidos entre 1,9 y 1,4 Ma. Esta especie incluye ejemplares tan conocidos como KNM-ER 992, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883 y KNM-WT 15000. Cabe la posibilidad de que la especie llegara a vivir en África hasta hace un millón de años. Su capacidad craneana se estima entre 800 y 900 centímetros cúbicos y la estatura de algunos individuos pudo superar con

holgura más de un metro y medio. Se puede decir que con *Homo ergaster* se consiguieron las proporciones corporales de nuestra especie. Sin duda, lo más interesante de estos homínidos reside en el gran paso que supuso el inicio de la prolongación del tiempo del crecimiento y el cambio en el modelo de desarrollo. La clave de este hallazgo se publicó en 1985 en la revista *Nature*, cuando Timothy Bromage y Christopher Dean fueron capaces de averiguar la duración del tiempo del desarrollo de especies extinguidas mediante la estimación del tiempo de formación de sus dientes. El tiempo de formación de la corona y la raíz de los dientes forma parte del crecimiento somático de todo el organismo, incluyendo por supuesto el crecimiento cerebral. Aunque se ha postulado que el cerebro es el órgano que regula todo nuestro crecimiento, una especie de «marcapasos» de todo cuanto sucede, no existen datos concluyentes que apoyen esta hipótesis. En todo caso, podemos decir que todo nuestro organismo crece y se desarrolla de manera organizada, jerarquizada y ordenada, con mayor o menor lentitud, y que las velocidades de desarrollo de cada parte no tienen por qué ser las mismas. A partir de cierto momento, los homínidos ralentizaron todo su desarrollo. Los dientes fósiles, que se conservan a millares en los yacimientos, fueron la clave para entender cómo y cuándo sucedió este cambio tan importante en nuestra evolución.

A pesar de que en estos momentos aún tratamos de conocer cómo funciona nuestro programa de desarrollo y el de los homínidos que nos han precedido, Bromage y Dean sentaron las bases para entender el último millón y medio de años de nuestra evolución. Como explicaba con cierta ironía el propio Tim Bromage en un artículo de 1987, los australopitecos eran como eran porque crecían y se desarrollaban como australopitecos, mientras que *Homo sapiens* es como es porque crece y se desarrolla como *Homo sapiens*. Suena a perogrullada, pero hasta 1985 todos los expertos aceptaban que los australopitecos tenían una infancia prolongada y una larga fase de adolescencia. Esta idea dio lugar incluso a varias hipótesis sobre la biología y el comportamiento de nuestros ancestros del Plioceno. Todas estaban equivocadas. La prolongación de la infancia, que algunos expertos dividen en infancia (0-2 años) y niñez (2-6 años), comenzó hace relativamente poco tiempo, durante la evolución de especies como *Homo ergaster*. La adolescencia también pudo iniciarse en esta especie, pero no terminó de fraguarse de manera definitiva seguramente hasta fechas mucho más recientes. Los australopitecos, los parántropos y los habilinos crecían y se desarrollaban en el mismo tiempo y cadencia que los chimpancés. De ahí sus similitudes biológicas.

Para entender qué ha sucedido con el crecimiento cerebral durante nuestra evolución podemos fijarnos en los datos obtenidos por Tomoko Sakai y sus colaboradores sobre el crecimiento del cerebro en chimpancés y humanos. Nuestro cerebro crece a gran velocidad durante la gestación, que en ciertos momentos llega a los 33 centímetros cúbicos semanales, y sólo desciende cuando se acerca el momento del parto. Gracias a este patrón de crecimiento salimos del vientre materno con un tamaño cerebral cercano a los 400 centímetros cúbicos; es decir, nacemos con el tamaño del cerebro que alcanzan los chimpancés adultos. En estos primates, la velocidad de gestación máxima es de 15 centímetros cúbicos semanales, que desciende hasta los 4,1 centímetros cúbicos en las semanas anteriores al parto. En consecuencia, el cerebro de los recién nacidos está en torno a 150 centímetros cúbicos. Para entender qué sucedió con el cerebro de *Homo habilis* tan sólo tenemos que pensar en algún cambio genético de los muchos que sin duda se estaban generando y sometiendo a la selección natural. Este cambio permitió incrementar la velocidad de crecimiento de su cerebro durante la gestación. El canal del parto de *Homo habilis* era suficientemente holgado como para permitir dar a luz a crías con un cerebro algo mayor, quizá en torno a los 230 centímetros cúbicos.

¿Cómo podemos ofrecer tan alegremente ese dato para los recién nacidos de *Homo habilis*? Para ello nos hemos fijado en las ingeniosas investigaciones de Jeremy de Silva y Julie Lesnik, publicadas en 2006. Estos científicos estudiaron el tamaño del cerebro de recién nacidos y adultos en varias especies de primates catarrinos (los primates de África y Eurasia), incluidos los seres humanos. De manera sorprendente, todos los datos se ajustaron perfectamente a una recta de regresión: el tamaño de cerebro del recién nacido y del adulto están relacionados y esa relación puede expresarse mediante una fórmula matemática. El cerebro de los recién nacidos de *Homo sapiens*, aun siendo muy voluminoso, es el esperado para un primate de este grupo. Tampoco en este aspecto somos especiales ni diferentes a otras especies, como los macacos, los babuinos o los chimpancés. Puesto que todos nuestros ancestros también eran primates catarrinos, basta con tener el tamaño del cerebro del adulto de cualquier especie para realizar una razonable estimación del cerebro de sus recién nacidos. No obstante, la curva de regresión obtenida por De Silva y Lesnik no es una recta del tipo $Y = a + bX$, sino que cuando aumenta el tamaño del cerebro del recién

nacido, aún lo hace más el tamaño del cerebro del adulto. Por ejemplo, el cerebro de los chimpancés recién nacidos (unos 150 centímetros cúbicos) representa aproximadamente el 37 % del tamaño del cerebro del adulto, mientras que en *Homo sapiens* el cerebro de los recién nacidos (unos 380 centímetros cúbicos) representa aproximadamente el 28% del tamaño del cerebro de los adultos. Este hecho está sin duda relacionado con la necesidad de no aumentar demasiado el tamaño de cerebro de los recién nacidos y evitar así problemas durante el parto. El consiguiente aumento del tamaño cerebral se puede conseguir después de ese proceso, durante la vida extrauterina.

Por ejemplo, se conoce desde hace muchos años que la tasa de crecimiento cerebral en *Homo sapiens* se mantiene elevada hasta que cumplimos el primer año de vida. Logramos el 90 % del tamaño cerebral del adulto hacia los cinco años de edad y casi el 100 % cuando cumplimos seis años. En los chimpancés, el 90 % del tamaño cerebral se consigue hacia los cuatro años y el 100 % hacia los cinco años. En definitiva, aunque disponemos de un año más para el crecimiento cerebral que nuestros primos hermanos, conseguimos un cerebro tres veces mayor que el suyo gracias a una velocidad de crecimiento muy superior tanto durante la gestación como en los cinco primeros años de vida extrauterina. Estos datos se pueden extrapolar a nuestros ancestros, aunque carezcamos de posibilidad de contrastación empírica. Henry Martin utilizó estos mismos argumentos para proponer que el tope de la tasa fetal pudo alcanzarse en la fase evolutiva de *Homo ergaster*. En ese momento, el cerebro no hubiera podido seguir creciendo en el útero materno por evidentes problemas obstétricos. Con independencia de la precisión de Martin en sus previsiones, esto es lo que realmente tuvo que suceder en algún momento de la evolución humana. El resto del crecimiento se logró durante la vida extrauterina, prolongando un año el tiempo de crecimiento y, sobre todo, incrementando la tasa de crecimiento de los tejidos cerebrales. El modelo actual pudo lograrse cuando alcanzamos tamaños cerebrales similares a los de nuestra especie. Este hecho sucedió no sólo en *Homo sapiens*, sino también en los homínidos que vivieron hace medio millón de años. Aunque sabemos que no existe un paralelismo perfecto entre desarrollo cerebral y desarrollo dental y/o somático, no cabe duda de que los neandertales (*Homo neanderthalensis*) y otras especies anteriores, cuyos cerebros alcanzaron tamaños por encima de los 1.000 centímetros cúbicos, se aproximaron a un modelo de crecimiento y desarrollo muy similar al nuestro. Las fases de niñez y adolescencia, tan importantes para nuestro desarrollo cognitivo, seguramente se acercaron a su plenitud hace medio millón de años. En tales rasgos biológicos, los humanos de hace medio millón de años quizá no eran tan distintos de nosotros.

Casi con toda seguridad, la primera expansión de los homínidos fuera de África fue seguida de una migración muy rápida hacia el este. Los humanos debieron de alcanzar en poco tiempo las islas del actual estado de Indonesia, quizá pasando por tierra firme durante una fase glacial. Los descensos del nivel del mar en esas regiones durante los períodos glaciales unían todo el archipiélago formando la llamada región de Sunda. Si nos fijamos en la batimetría del archipiélago de Indonesia notaremos profundidades no superiores a 150 metros. Los descensos del nivel del mar por acumulación del hielo en el continente dejaron paso franco a los movimientos de los homínidos hasta la isla de Java. Con el incremento del nivel del mar durante los períodos interglaciares, los homínidos quedaban aislados durante milenios. El aislamiento poblacional puede permitir explicar la gran diversidad de formas de homínidos en el archipiélago de Indonesia. Esta diversidad trajo de cabeza a los expertos durante años, que llegaron a proponer varios géneros y especies para el registro de homínidos del Pleistoceno de esa región. Desde el primer hallazgo realizado en 1891 por Eugène Dubois en la isla de Java, hasta el descubrimiento de los pequeños humanos de la isla de Flores en 2003, la historia científica de las investigaciones en Sunda merecería no sólo un capítulo aparte, sino varios libros. En 1894, Dubois propuso el nombre de *Pithecanthropus erectus* («mono-hombre erguido») para denominar a la parte superior del cráneo y el fémur encontrados tres años antes en el yacimiento de Trinil, en Java. Desde entonces se han sucedido los hallazgos en diversos yacimientos de esta isla, cuyas cronologías han sido siempre cuestionadas. Después de mucha controversia, la comunidad científica aceptó que la diversidad de formas de homínidos hallados en Sunda podría ser agrupada bajo la denominación de *Homo erectus*, con una historia que comienza hace al menos 1,6 Ma y termina hace unos 50.000 años, con los humanos encontrados en el yacimiento de Ngandong. Los expertos están de acuerdo en aceptar que la diversidad de los humanos encontrados en este largo período se debe a la evolución *in situ* de una misma especie, quizá subdividida en varias subespecies, y a los prolongados períodos de aislamiento.

Un buena parte de los expertos en evolución humana han utilizado el nombre *Homo erectus* para denominar a la mayor parte de los fósiles hallados en África y Eurasia durante el Pleistoceno. Curiosamente, fue un ornitólogo alemán, Ernst Mayr, quién en 1950 propuso agrupar a la mayoría de los fósiles humanos del género *Homo* en la especie *Homo erectus*. Aunque en años posteriores se han descrito nuevas especies del género *Homo*, el espíritu de la propuesta de Mayr fue tremendamente influyente. En la actualidad, y a propósito del estudio de los cráneos del yacimiento de Dmanisi, se ha llegado a proponer que todos los fósiles africanos del género *Homo* del Pleistoceno Inferior, incluidas las especies *Homo habilis* y *Homo rudolfensis*, tendrían que ser incluidas en *Homo erectus*. De este modo, *Homo erectus* cubriría una diversidad insólita para cualquier especie, además de una gran distribución geográfica y una duración temporal de casi dos millones de años. Esta diversidad incluiría morfologías craneales muy diferentes, algunos con caras primitivas y otros con caras muy similares a la de *Homo sapiens* (Zhoukoudian) o cerebros de un tamaño entre 600 y 1.200 centímetros cúbicos. No se trata de realizar aquí un análisis de todos los caracteres de la especie tal y como la conciben algunos autores, que resultaría prolijo e interminable. Así que remitimos al lector a libros o trabajos especializados.

Por supuesto, otra buena parte de los expertos no está de acuerdo con incluir a tantos y tantos homínidos en *Homo erectus*. La propuesta y la contrapropuesta se han convertido en el debate más estéril, inútil y aburrido del ámbito de la prehistoria, dejando a un lado otros aspectos mucho más importantes sobre la paleobiología o sobre la dinámica de las poblaciones del pasado. Llama la atención el hecho de que el análisis genético de dos restos fósiles hallados en el yacimiento de la cueva de Denisova, localizada en los montes Altái de Siberia, haya arrojado datos muy interesantes sobre las relaciones entre las poblaciones del pasado. La capa sedimentaria en la que aparecieron los dos restos puede tener entre 50.000 y 30.000 años. Estos fósiles muestran relaciones genéticas con los neandertales, con los humanos de la Sima de los Huesos de la sierra de Atapuerca y con *Homo sapiens*. Los dos restos, una falange y un molar de aspecto muy arcaico, fueron «sacrificados» para obtener el DNA que contenían. Puesto que sólo se han encontrado estos dos fósiles humanos en la cueva de Denisova, nos preguntamos si mereció la pena el sacrificio. Es más, de no haberse llevado a cabo este análisis, los dos restos hubieran pasado inadvertidos y hubieran acabado en el cajón de *Homo erectus*. Sin embargo, los expertos especulan con la necesidad de proponer una nueva especie, de la que ahora no existe ni un solo fósil. Son las paradojas de la evolución humana.

En contraste con esta historia, los genetistas no han podido recuperar DNA de los restos encontrados en 2003 en el yacimiento de la cueva de Liang Bua de la isla de Flores. Esta isla quedó siempre separada del continente de Sunda, aun durante los descensos más importantes del nivel del mar. Flores quedó aislada de Eurasia durante miles de años y se convirtió en un verdadero «laboratorio evolutivo» para las especies que habitaron la isla, como los elefantes enanos del género *Stegodon* o los lagartos gigantes, similares a los dragones de la isla de Komodo. El esqueleto LB1, de 18.000 años de antigüedad, fue clave para que sus descubridores nombraran en 2004 la especie *Homo floresiensis*. La estatura de aquel humano, que había llegado al estado de adulto, era de unos 100 centímetros y su cerebro apenas superaba los 400 centímetros cúbicos. Por ese motivo, muchos arqueólogos dudaron de la capacidad cognitiva de *Homo floresiensis* para fabricar las herramientas encontradas en el yacimiento y el uso intencionado de fuego.

Las excavaciones de años posteriores han llegado a obtener numerosos restos humanos adicionales. La datación de los depósitos sedimentarios de Liang Bua se cifra entre 90.000 y 13.000 años de antigüedad. A pesar de ser tan recientes (muy por debajo del límite comentado en la segunda sección del libro), el DNA de estos humanos no ha podido ser secuenciado y analizado. Las condiciones tropicales de la isla de Flores degradan con enorme rapidez el material genético, que hubiera ayudado a descifrar el enigma creado por este hallazgo. Los defensores de que *Homo floresiensis* representa la consecuencia de una enanismo evolutivo asumen que estos humanos proceden de una población de *Homo erectus*, quizá como la encontrada en el yacimiento de Dmanisi. De ser así, estos expertos tendrían que admitir un aislamiento de 1,6 Ma en la isla de Flores y que la especie encontrada tendría que ser incluida como subespecie en *Homo erectus floresiensis*, para no entrar en contradicción con los defensores de la enorme extensión geográfica y temporal de esa especie. Sin embargo, los enanos de Flores son muy particulares en sus rasgos craneales y se consideran una de las varias excepciones que van surgiendo a medida que se producen descubrimientos.

Por otro lado, no han faltado trabajos que incluyen a los enanos de Flores en nuestra especie.

Estas poblaciones habrían sufrido algún tipo de anomalía genética o enfermedad, que les llevó a presentar un cerebro y una estatura extremadamente pequeños. Peter Obendorf, por ejemplo, sugiere el cretinismo o hipotiroidismo congénito, con retraso mental asociado, debido a una falta de yodo y selenio en la dieta. Otros, como Robert Eckhardt, sostienen que el esqueleto LB1 perteneció a un individuo con síndrome de Down, puesto que los individuos con esa anomalía genética tienen un mismo volumen encefálico en esa región del planeta. Otros científicos, como Anita Rauch y su equipo, postulan que los enanos de Flores padecían enanismo microcefálico y osteodisplásico de tipo II, que no produce ningún retraso mental. En fin, todo apunta a que la polémica seguirá en el futuro, mientras no se pueda encontrar algo de DNA sin degradación ni contaminación.

Como resumen de este apartado podemos decir que no todos los humanos del Pleistoceno han sido incluidos en *Homo erectus*. Incluso los expertos más fundamentalistas y menos abiertos al debate admiten otras especies en este período y en otras regiones, como veremos en el siguiente capítulo.

El salto hacia la modernidad

Desde hace menos de una década, el equipo investigador de Atapuerca viene defendiendo la hipótesis del surgimiento de una nueva forma humana, que preludia la modernidad, hace aproximadamente un millón de años y en algún lugar del este de África y/o el suroeste de Asia. Antes de seguir adelante, aclaremos el significado de la palabra «modernidad» en el contexto en el que nos movemos. En el capítulo anterior ya hemos explicado varias de las claves que definen lo que entendemos por moderno, pero ahora vamos a situarlas en un contexto apropiado. Se puede identificar esa modernidad tanto con nuestra propia especie como con todos aquellos seres humanos próximos a nosotros, incluyendo a los propios neandertales. La modernidad supone, entre otros aspectos, un cerebro de tamaño superior a los 1.000 centímetros cúbicos, un desarrollo general del organismo que se aproxima ya al nuestro, con infancia prolongada y presencia del período de adolescencia, desarrollo dental de tipo moderno, proporciones corporales similares a las de *Homo sapiens* y una cara que ya recuerda a la humana, relativamente plana y con nariz prominente. Esta modernidad también viene marcada, como es lógico, por la pérdida de los rasgos primitivos que definieron a los homínidos anteriores.

Enseguida veremos que ciertos investigadores, como Phillip Rightmire, apostaron hace años por la segregación de un tipo humano diferente a partir de la especie *Homo erectus*. Esta segregación era condición indispensable para explicar el origen común de los neandertales y de los humanos modernos. El equipo de Atapuerca llegó un poco más lejos cuando aparecieron los primeros restos humanos datados en unos 850.000 años de antigüedad en el yacimiento de la cueva de la Gran Dolina. Como es bien conocido, el estudio de estos fósiles culminó en 1997 con la propuesta de una nueva especie del género *Homo*: *Homo antecessor*. En latín, el nombre específico significa «explorador», aludiendo así al hecho de que aquellos fósiles hallados en la burgalesa sierra de Atapuerca representaban a las poblaciones humanas más antiguas conocidas hasta la fecha en Europa. Más tarde, en 2007, nuestro equipo encontró una mandíbula en el yacimiento de la cueva de la Sima del Elefante, a unos 300 metros de distancia de Gran Dolina, cuya cronología se estimó en 1,2 Ma. En nuestra primera publicación asignamos provisionalmente esta mandíbula a *Homo antecessor*. Sin embargo, en un segundo trabajo muy detallado preferimos clasificar el fósil de la Sima del Elefante en *Homo sp.*, (es decir, especie indeterminada), admitiendo así que no disponíamos de datos suficientes como para incluirla en la especie *Homo antecessor* previamente definida.

La publicación de la especie *Homo antecessor* en 1997 en la revista *Science* sostenía la hipótesis de que los homínidos de la Gran Dolina podían representar al ancestro común de los neandertales y de las poblaciones modernas, retrasando así este proceso en más de 400.000 años. La existencia de este antecesor hipotético se ha postulado como consecuencia de la teoría del origen único de nuestra especie, que veremos en el próximo capítulo. Los restos faciales de *Homo antecessor*, que incluyen hasta cuatro especímenes de individuos infantiles, adolescentes y adultos, recuerdan en gran medida a la cara de *Homo sapiens*. Es más, el resto más completo, siglado como ATD6-69, perteneció a un adolescente y la morfología de su cara es sencillamente como la de cualquiera de nosotros. Se trata de la cara moderna más antigua conocida hasta la fecha, por lo que no parecía descabellado asumir una relación de antecesor-descendiente entre *Homo antecessor* y *Homo sapiens*. Junto a un resto de hueso frontal, que quizá perteneció al mismo individuo, ATD6-69 se conoce desde 2001 como «el chico de la Gran Dolina». Por descontado, nadie sabe si en realidad este resto era masculino o femenino, pero se eligió el sexo pensando en otro fósil muy conocido de la especie *Homo ergaster* (KNM-WT 15000), hallado en Kenia en 1985 y conocido como «el chico (o el niño) de Turkana» (*Turkana boy*). Enseguida veremos el interés de este fósil africano en relación al chico

de la Gran Dolina.

La hipótesis de que *Homo antecessor* podía representar al ancestro común de los neandertales y *Homo sapiens* fue formulada precisamente por la presencia de la cara moderna en ATD6-69 y en otros restos faciales de individuos inmaduros y adultos de TD6. Los restos están muy fragmentados y muy pocos colegas fueron proclives a considerar como factible una propuesta tan atrevida. La especie ha tardado algunos años en aparecer en la mayoría de las filogenias, pero nadie puede ignorar las evidencias. Los fósiles existen y tenemos que clasificarlos. Sin embargo, la hipótesis de que los fósiles de TD6 tuvieron un papel relevante en la evolución humana fue rechazada o ignorada por la mayoría de los especialistas.

La cronología de los fósiles de TD6 está cada vez mejor calibrada en la fecha de 850.000 años y muchos científicos han tenido ocasión ya no sólo de leer las publicaciones del equipo, sino de revisar por sí mismos la colección. De este modo, la especie *Homo antecessor* se ha consolidado como especie, en una región y en un tiempo en el que no existen más datos que los aportados por el nivel TD6. Sin embargo, ningún paleoantropólogo estaba dispuesto a admitir que unos restos fósiles encontrados en el extremo más occidental de Eurasia podían estar relacionados con los humanos modernos. Como veremos en el siguiente capítulo, no podemos quitar ni un ápice de razón a nuestros colegas, puesto que el origen de *Homo sapiens* se sitúa en África. ¿Cómo explicar que una especie europea (*Homo antecessor*) hubiera dado lugar a una especie africana (*Homo sapiens*), al mismo tiempo que originaba una especie genuinamente europea (*Homo neanderthalensis*)? En particular, expertos como Philip Rightmire, Chris Stringer o Jean-Jaques Hublin rechazaron de plano semejante propuesta. El primero de ellos lideraba otra hipótesis: la especie elegida como mejor candidata para representar a ese antecesor común era *Homo heidelbergensis*. Esta especie fue propuesta por Otto Schoetensack en 1908, un año después del hallazgo de la conocida mandíbula de Mauer en los sedimentos arenosos del río Neckar y no lejos de la ciudad alemana de Heidelberg. Aparentemente, esta mandíbula fue hallada por Schoetensack junto a varios cientos de restos fósiles de mamíferos de comienzos del Pleistoceno Medio. Su cronología ha sido estimada (y aceptada de modo general) en unos 600.000 años, aunque no ha quedado constancia del lugar preciso del hallazgo.

La especie *Homo heidelbergensis* tuvo su momento de gloria, pero muy pronto pasó a formar parte del cajón de los recuerdos. Los hallazgos en China restaron protagonismo a la mandíbula de Mauer, aunque durante muchos años fue sin duda el fósil humano más antiguo del continente europeo. Sin embargo, cuando científicos como Günter Bräuer y Chris Stringer defendieron a finales de la década de 1980 y principios de la de 1990 la teoría del origen africano de *Homo sapiens*, tuvo que buscarse una especie que cumpliera con el requisito deseado. Alguna especie de homínido tuvo que dar origen a los neandertales y a los humanos modernos. Y la especie elegida fue precisamente *Homo heidelbergensis*, a la que limpiaron el polvo de muchos años y le sacaron brillo para cumplir su papel estelar en la evolución humana. ¿Cuáles fueron las razones para elegir esta especie y no otra, ya nombrada o por nombrar? La respuesta la tienen sólo en su mente los que la eligieron. Es más, pienso que el azar tuvo que ver en esa elección, aunque también fue importante la cronología admitida para la mandíbula de Mauer. Este fósil podía tener la antigüedad compatible con el momento hipotético postulado por los genetistas (unos 400.000 años) para la separación de los antepasados de *Homo sapiens* y de *Homo neanderthalensis*. Además, se conocían en el registro fósil varios cráneos de África (Bodo y Kabwe), Asia (Dali y Maba) y Europa (Arago y Petralona, y tal vez otros), que sin duda se habían separado de la especie *Homo erectus*. Ciertamente es que la cronología de todos ellos sigue siendo controvertida, pero se pueden considerar como representantes de las poblaciones del Pleistoceno Medio, quizá contemporáneos o algo más recientes que la propia mandíbula de Mauer. Sin querer entrar en detalles anatómicos farragosos, podemos decir que estos ejemplares tienen un neurocráneo grande, capaz de albergar un cerebro de unos 1.100-1.200 centímetros cúbicos, prácticamente de un tamaño muy similar al de nuestra especie. La forma del cerebro de estos cráneos es primitiva y no difiere de la de otros antepasados del género *Homo*, pero su tamaño es claramente superior. En consonancia con ello, el cráneo es más alto y su anchura máxima se sitúa a nivel de los parietales. En su parte anterior el hueso frontal termina en unos arcos superciliares de mucho grosor, pero con forma doblemente arqueada y sin formar una visera continua característica de *Homo erectus*. El esqueleto facial es grande y sobresaliente, con pómulos de aspecto llamativo por el hinchamiento de los senos del maxilar. Puesto que no es descabellado pensar que la mandíbula de Mauer pudiera encajar razonablemente en alguno o algunos de estos

cráneos, los expertos aventuraron que todos ellos podrían ser incluidos en la especie *Homo heidelbergensis*. Así se fue consolidando esta especie, en la que más tarde se incluyó la colección de varios miles de ejemplares pertenecientes a 28 individuos recuperados en el yacimiento de la Sima de los Huesos de la sierra de Atapuerca. De algún modo, los promotores de *Homo heidelbergensis* también estaban pensando en un cambio hacia la modernidad. Sus antepasados y aquellas poblaciones que no siguieron el camino elegido hacia las características de los humanos modernos se clasificarían en *Homo erectus*.

La idea que subyace en todo este proceso tiene que ver con la vieja hipótesis de una continuidad evolutiva *lineal* entre las especies más primitivas del género *Homo* y nuestra propia especie. En esta sucesión lineal, tan popular en anuncios y representaciones de la evolución humana, existirían formas intermedias, que tendrían cada vez más parecido a nosotros. Es por ello que, entre los años 1950 y 1970, se habló mucho de los *pre-sapiens*, *Homo sapiens* «arcaico» y otros adjetivos similares, que no tienen validez taxonómica pero que en sí mismos encierran el concepto (o la búsqueda) de la modernidad. La cuestión, por tanto, consiste en la manera de enfocar el concepto desde una perspectiva congruente con la teoría evolutiva. Como dijimos al comienzo de este capítulo, Rightmire pensó en la segregación de *Homo erectus* de una población, origen de los neandertales y de los humanos modernos. Esta población necesariamente tendría que situarse en África (*Homo sapiens*) y Eurasia (*Homo neanderthalensis*) y tendría que haber derivado hacia formas diferentes, de aspecto más progresivo. Esa *progresión* evolutiva es lo que nosotros llamamos ahora la «modernidad».

Rightmire no se complicó la vida buscando un nombre nuevo para su población hipotética y adoptó el nombre de la especie *Homo heidelbergensis*. Su idea lleva implícito el concepto de cladogénesis,¹ que asumía la segregación de una población del sustrato evolutivo general de *Homo erectus*.² Como ahora veremos, la idea de este investigador es esencialmente correcta, aunque requiere ajustes temporales y quizá la búsqueda de un nombre específico más adecuado. La mayoría de especialistas consideramos que *Homo heidelbergensis* se ha convertido en un verdadero cajón de sastre, sin consistencia científica. Nadie ha definido formalmente la especie, porque la diversidad morfológica de especímenes recuperados en yacimientos separados por miles de kilómetros y miles de años no es una tarea sencilla. Además, nadie puede asegurar que la mandíbula de Mauer corresponda fielmente a la morfología craneal de los ejemplares mencionados en párrafos anteriores. Sin embargo, la genética ha llegado para apoyar, si no el nombre, sí al menos el concepto que se está manejando.

Durante los últimos 18 años, las investigaciones sobre el genoma de *Homo sapiens* y el de los neandertales han permitido aproximarnos de un modo diferente a la cuestión que plantea el momento de la separación del linaje de *Homo sapiens* y el de *Homo neanderthalensis*. Se ha utilizado sobre todo el DNA mitocondrial (mtDNA)³ de muestras generalmente muy numerosas de poblaciones humanas vivas, así como de algunos fósiles de neandertales. Entre los especialistas en este ámbito destaca Svante Pääbo, una referencia en la mayoría de las publicaciones, sin dejar de citar a investigadores como Matthias Meyer, Johannes Krause, Richard Green, Matthias Krings, o Phillip Endicott. Los resultados obtenidos por éstos y otros autores para el momento de la separación del linaje de nuestra especie y el linaje neandertal son muy diversos, y cubren un lapso temporal desde hace más de 300.000 años y 800.000 años, para asegurar un 95 % de confianza en los resultados. Medio millón de años representa un período de tiempo demasiado amplio como para ser complacientes con esos resultados. Sin duda queda mucho por hacer, además de tener una buena calibración para la tasa de mutación (algo ya comentado en la segunda sección del libro), que representa la medida de los cálculos y que está basada en el tiempo estimado para la separación de la genealogía de los chimpancés y la genealogía de los humanos. Además, es importante recordar que una cosa es averiguar el rango de tiempo en el que vivió el último antecesor común de los neandertales y de las poblaciones modernas y otra muy distinta es saber el momento en que las dos poblaciones, ya separadas, comenzaron a acumular diferencias genéticas.

Las cifras que se manejan (300.000-800.000 años) para la separación de las dos genealogías apenas afectan a la hipótesis de que *Homo antecessor* pudiera ser el ancestro común de los neandertales y de los humanos modernos. Como se ha indicado, la datación más ajustada para el nivel TD6 de Gran Dolina es de unos 850.000 años, coincidiendo con una fase cálida del Pleistoceno (MIS 21) de clima mediterráneo. Esa cifra no está demasiado lejos del rango superior obtenido mediante el estudio de ciertas regiones del mtDNA. Así que podríamos seguir debatiendo

con nuestros colegas la posibilidad de que *Homo antecessor* pudiera tener un papel relevante en la evolución de nuestros orígenes. No obstante, el equipo de Atapuerca ha preferido seguir trabajando con el material recuperado hasta el momento (160 restos fósiles) y esperar la excavación de todo el nivel, que no tardará en llegar. Cuando eso suceda los restos fósiles de TD6 quizá se contarán por millares, sabiendo que la colección actual procede de un simple sondeo arqueológico de pocos metros cuadrados de extensión. El trabajo del equipo de Atapuerca en estos años ha consistido en aislar, definir y comparar todos y cada uno de los caracteres y proponer escenarios evolutivos plausibles, a la espera de acontecimientos. Ahora ya no proponemos que *Homo antecessor* representa el último ancestro común de los neandertales y de las poblaciones modernas, pero podemos defender que esta especie tuvo un papel relevante en el concepto de modernidad, que introducimos en este capítulo. ¿Cómo se puede entender esta aparente contradicción?

Resolviendo un enigma

Con respecto al posible escenario que contaremos en las páginas siguientes conviene señalar dos hechos importantes. En primer lugar, resulta de suma importancia destacar la existencia de un «agujero negro» en el registro fósil de los homínidos en torno al millón de años. Es muy posible que las condiciones para la conservación de restos orgánicos en aquella época no fueran las más idóneas. Repasando la información disponible, en África podemos contar con los cráneos OH 9 (Etiopía), Buia (Eritrea) y Daka (Etiopía), que tienen una antigüedad en torno al millón de años y una capacidad craneana que no llega o apenas supera los 1.000 centímetros cúbicos. Descontando el espacio ocupado por las meninges y el líquido cefalorraquídeo, estas cifras suponen un cerebro considerablemente menor que el de nuestra especie. En Europa contamos con un diente de leche de aproximadamente 1,3-1,4 Ma, encontrado en el yacimiento de Barranco León (Granada), y el fragmento de mandíbula ATE9-1 del yacimiento de la cueva de la Sima del Elefante (sierra de Atapuerca), cuya antigüedad ya hemos comentado más arriba (1,2 Ma). Además, existen graves problemas en la datación de los homínidos de Asia. Los datos que se conocen en la actualidad permiten descartar cronologías en torno al millón de años. En consecuencia, se sabe muy poco sobre lo que sucedió hacia finales del Pleistoceno Inferior tanto en África como en Eurasia. Los restos humanos de TD6 representan, por tanto, una de las pocas oportunidades para averiguar los acontecimientos del linaje humano en este período.

Por otro lado, cuando se repasa la secuencia biocronológica de Atapuerca a través del período que cubre el rango temporal entre 1,3 y 0,7 Ma, los expertos son capaces de detectar varios cambios significativos en la composición de la fauna tanto de grandes como de pequeños mamíferos. Es evidente que algo importante sucedió en ese largo período, muy probablemente relacionado con los cambios climáticos. Además, el escaso registro arqueológico de Atapuerca perteneciente a ese tiempo permite inferir un cambio de comportamiento muy marcado en las poblaciones humanas que vivieron en torno al millón de años y la población de *Homo antecessor*. Los miembros de esta especie ocuparon las cuevas, y su tecnología, aunque primitiva, contaba con una estrategia muy definida en la fabricación de los útiles. Por el contrario, las poblaciones anteriores eran visitantes esporádicos de las cuevas y su tecnología se antoja muy sencilla. Todo ello nos lleva a pensar que el sur de Europa fue colonizado una o más veces por poblaciones todavía desconocidas hace tal vez 1,5 Ma. La especie *Homo antecessor* habría llegado mucho después, trayendo unas costumbres diferentes y una tecnología más avanzada. En otras palabras, nos atrevemos a pensar en una discontinuidad en el poblamiento humano de Europa, con oleadas migratorias procedentes de regiones orientales, que quizá se mezclaron entre sí a medida que ocupaban mayores extensiones territoriales. Aunque algún día se conozca la morfología de los primeros pobladores de Europa, en estas páginas proponemos que *Homo antecessor* fue un humano diferente, el primero de una nueva saga europea con la que llegó la modernidad.

Después de casi veinte años de estudio, los todavía escasos restos humanos de TD6 han ido desvelando la mayoría de sus secretos. Los fósiles presentan algunos caracteres primitivos del clado *Homo* en los dientes, la mandíbula y el esqueleto postcraneal. Estos caracteres no nos ayudan a determinar las relaciones con otros humanos, simplemente nos confirman que *Homo antecessor* es una especie antigua: nada que no sepamos a partir de las dataciones. De momento, apenas se han encontrado algunos trozos pequeños del neurocráneo. Falta, pues, información sobre la forma de

esta región esquelética tan significativa. Sin embargo, sabemos que muchos caracteres ya se habían modificado (derivado) hacia formas que están presentes en homínidos del Pleistoceno Inferior, Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior. La lista de caracteres que *Homo antecessor* comparte con los neandertales y con los homínidos de la Sima de los Huesos de Atapuerca ha ido creciendo desde 1997. Ya no cabe duda sobre la existencia de algún tipo de relación con estos humanos. Encontramos rasgos en común con los neandertales en los dientes, en el cráneo y en el esqueleto postcraneal. ¿Significa esto que los miembros de *Homo antecessor* representan el origen de los neandertales? O dicho de otro modo: ¿tienen los neandertales raíces muy profundas en Europa? No necesariamente. En cambio, podemos afirmar que esos caracteres no son propios de los neandertales, sino que aparecieron hace tal vez un millón de años en alguna población desconocida o todavía no reconocida.



FIGURA 3.7. Dibujo hipotético de la cara del «chico de la Gran Dolina» (*Homo antecessor*), reconstruido a partir de varios restos faciales hallados en el nivel TD6 del yacimiento de la cueva de la Gran Dolina. © Eduardo Saiz Alonso

Nuestra perplejidad aumentó cuando constatamos una vez más que *Homo antecessor* tiene rasgos faciales compartidos con *Homo sapiens*. En primer lugar, se realizó un trabajo sobre el patrón de remodelado óseo de la cara del chico de la Gran Dolina, comparado con el de *Homo sapiens* y con el del chico de Turkana. Este trabajo se basa en el hecho de que el hueso sufre remodelaciones

continuadas durante toda la vida, primero para crecer según un programa genético determinado y más tarde para adaptarse a las presiones del medio. Finalmente, los huesos pierden esa capacidad y envejecen. Esa información puede observarse con una simple lupa binocular, pero se define mejor con un buen microscopio electrónico de pocos aumentos. Pues bien, el chico de la Gran Dolina, que tendría unos diez años (edad dental según patrones actuales) en el momento de su muerte, muestra un patrón de remodelado facial prácticamente idéntico al nuestro y distinto del observado en el chico de Turkana. Si nos detenemos a estudiar la morfología de la cara del chico de Turkana notaremos las notables diferencias con el chico de la Gran Dolina. El primero perteneció a la especie *Homo ergaster*, y tanto la morfología de su cara como su patrón de remodelado facial representan el patrón primitivo del clado *Homo*. Además, en 1999 y más tarde en 2010 quedó probado que la pauta de desarrollo y erupción de los dientes de *Homo antecessor* es idéntico al de *Homo sapiens*. En el chico de Turkana ya se sabe que esa pauta fue más rápida y, por tanto, diferente de la nuestra y de la de *Homo antecessor*. El chico de Turkana estaba adelantado en su desarrollo dental con respecto al chico de la Gran Dolina, pero su fallecimiento ocurrió a una edad más temprana. Según los patrones de desarrollo dental modernos, el chico de Turkana tendría unos doce años en el momento de su muerte. Sin embargo, ya sabemos que sus dientes se formaban mucho más deprisa que en la actualidad. Es por ello que algunos expertos han propuesto una edad de muerte en torno a los ocho años para este individuo juvenil. En éste y otros muchos caracteres, *Homo ergaster* y *Homo antecessor* son claramente dos especies diferentes. Los dos ejemplares están separados por 750.000 años, un lapso temporal considerable. En ese tiempo, la especie *Homo antecessor* había evolucionado hacia un patrón de desarrollo dental de tipo moderno y su cara se formaba prácticamente como en un chico de nuestra especie.

Por otro lado, varios investigadores del Instituto Max Planck han realizado un estudio teórico simulado sobre el desarrollo de la cara del chico de la Gran Dolina, aprovechando su magnífica base de datos obtenidos en otras especies. Sus resultados sugieren que la morfología de la cara de aquel chico habría permanecido con la misma forma de tipo moderno si hubiera alcanzado el estado adulto. Con esta conclusión se acallaron las voces que criticaron nuestros primeros trabajos de 1997 y 1999, argumentando que la modernidad de la cara de *Homo antecessor* se había observado en un adolescente y no en un adulto. Pero para que nuestras conclusiones fueran válidas tendríamos que encontrar adultos y compararlos con las caras de otra especie. Ahora ya sabemos la respuesta: los adultos de *Homo antecessor* también tenían una cara muy similar a la de *Homo sapiens*. Curiosamente, uno de los científicos más críticos con nuestras conclusiones, Jean-Jaques Hublin, fue precisamente co-autor y padrino de esa investigación. En apariencia, los resultados de aquel trabajo nos daban la razón.

Sin embargo, las cosas no podían quedar ahí, porque entonces no habría más remedio que aceptar nuestra conclusión de 1997. Los científicos no sólo dudamos, sino que a veces nos enzarzamos en largas controversias. Dado que, para Jean-Jaques Hublin, *Homo antecessor* no podía ser de ninguna manera el último antecesor común de los neandertales y de las poblaciones modernas, la última conclusión del trabajo apoyado por él fue restar importancia al hecho de que los humanos de TD6 tuvieran la cara moderna. Así, para los autores de ese artículo la cara de tipo moderno debió de surgir en varios momentos del Pleistoceno y en varios lugares del planeta. En definitiva, la cara moderna de *Homo antecessor* sería una mera convergencia evolutiva compartida con otros homínidos del Pleistoceno. El problema de esta segunda conclusión es la necesidad de considerar que *Homo antecessor* también fue convergente con los neandertales en muchos de sus caracteres. Demasiada casualidad y demasiada convergencia, algo poco probable en biología evolutiva. El esqueleto facial está formado por un conjunto de huesos de forma muy compleja, que difícilmente podrían llegar a ser tan similares en tiempos y poblaciones alejadas en el espacio y en el tiempo. Es mucho más razonable asumir que la cara moderna fue un carácter monofilético que apareció una sola vez, hace mucho más tiempo del que se había pensado en un principio y, por razones que tendremos que explicar, estaba ya presente en unos fósiles perdidos en mitad de la estepa de la península Ibérica hace 850.000 años. Además, para rizar el rizo aún más, las mandíbulas y los dientes de *Homo antecessor* tienen caracteres derivados compartidos con homínidos asiáticos del Pleistoceno Medio. Un puzle sin bordes ni esquinas, que plantea un enigma endemoniado.

En efecto, el problema que sigue encima de la mesa es entender las razones para que unos humanos encontrados en el lugar más remoto de Eurasia occidental tengan caracteres compartidos

con *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis* y con homínidos que se asignan a *Homo erectus*. En este último caso, no se nos puede escapar que la atribución taxonómica de los fósiles asiáticos ha seguido un patrón en «cajón de sastre», muy alejada de planteamientos biológicos científicos serios. Debemos buscar un escenario plausible para resolver el enigma que nos plantean los fósiles de TD6. Así que, en ausencia de datos genéticos para nuestros fósiles debido a su fuerte grado de fosilización, hemos resuelto proponer una nueva hipótesis, que posiblemente habrá que cambiar o matizar dentro de unos años, cuando lleguen al laboratorio nuevos ejemplares de Gran Dolina o de otros yacimientos.

Nuestra hipótesis sostiene que hace aproximadamente un millón de años se produjo un cambio de ritmo en la evolución del género *Homo*. Los homínidos de TD6, con su extraño mosaico de caracteres primitivos y derivados, representan la evidencia incontestable de ese hecho evolutivo. Por supuesto, el cambio tuvo que suceder en una única población más o menos numerosa y en un lugar determinado más o menos amplio. Para satisfacer a todos los especialistas y evitar debates inútiles, podemos pensar que ese territorio cubría parte del este de África y el suroeste de Asia y se encontraba unido a través del Corredor Levantino, un verdadero cordón umbilical durante largos periodos de tiempo. Es más, ese cordón pudo ser efectivo hasta hace 1,3 Ma, cuando el paso de especies de mamíferos entre África y Eurasia cesó por completo. Ya hemos visto cómo la gran barrera del Sáhara ha representado un problema para las migraciones desde África hacia Eurasia y viceversa; pero también sabemos que la alternancia de ciclos climáticos, agudizada en el último millón de años, permitió la permeabilidad entre los dos grandes continentes en momentos muy puntuales. La población elegida pudo acelerar una serie de cambios, que incluyeron la aparición de los rasgos modernos de la cara, junto a un patrón de desarrollo y erupción dental similar al de nuestra especie, cierto incremento del volumen del cerebro, así como el surgimiento de algunos caracteres que más tarde llegaron a fijarse en los neandertales. Por supuesto, se trataría de una población o especie en la que todos estos rasgos tendrían un cierto polimorfismo; es decir, no se encontraban presentes de manera indefectible en todos y cada uno de los individuos de la población, como ocurre ahora mismo con ciertos rasgos faciales de los humanos con los que nos cruzamos en la calle. Todo esto pudo suceder en un territorio que siempre ha tenido una gran importancia en la evolución del género *Homo*, por ser un cruce de caminos. Mientras, las poblaciones más alejadas de este centro vital, como las que vivieron en los extremos o en el centro de Eurasia, permanecieron ajenas a esos cambios evolutivos. Son muy conocidos los casos ya comentados de los humanos de la isla de Flores, cuya especificidad como miembros del linaje del género *Homo* aún se discute, o los denisovanos, de los que se han destruido los dos únicos fósiles hallados hasta el momento para obtener DNA. No nos cabe duda de la existencia de otras muchas poblaciones aisladas durante milenios en África y Eurasia, que tal vez algún día llegaremos a conocer.

Nuestro hipotético gran centro evolutivo del este de África y/o del suroeste de Asia pudo ser un punto caliente de la evolución humana, al menos hace algo más de un millón de años. Los humanos de TD6 podrían representar una de las primeras poblaciones (si no la primera) que salió de este punto caliente y viajó hacia Europa. Si fue así, *Homo antecessor* representaría una rama lateral de la hipotética población madre que daría lugar en distintos momentos a otras poblaciones hijas. Incluso, si queremos apurar un poco más la jugada, lo más lógico sería identificar la población madre con la propia especie *Homo antecessor*. La prudencia nos reprime; pero alguien tendrá que ponerle nombre a la población «madre de la modernidad». Si la antigüedad de esa población madre se acerca al millón de años, como todas las evidencias se empeñan en demostrar, no podemos identificarla con el último antepasado común de los neandertales y de los humanos modernos. Este antepasado también se habría formado en este punto caliente hace unos 600.000 años. Si expertos como Jeffrey Schwartz, Ian Tattersall o Philip Rightmire desean llamarlo *Homo heidelbergensis*, nada que objetar, pero nos vale cualquier nombre si es acorde con el código de nomenclatura zoológico. Lo más importante es saber qué sucedió y cómo sucedió. El agujero negro en el registro fósil, del que hablamos más arriba, resulta por ahora un impedimento para identificar y definir el cambio hacia la modernidad. Sólo es cuestión de paciencia. Todo llegará. Los datos empíricos de los fósiles de Gran Dolina tienen una fuerza tremenda y no se pueden ignorar.

Resumiendo los apartados anteriores, la lógica de los hechos nos lleva a proponer un proceso de cladogénesis en el género *Homo*, cuyo ancestro común aún tenía muchos rasgos primitivos del clado *Homo*, pero dio un paso al frente en su camino evolutivo hacia el futuro. Las diferentes ramas evolutivas de esta cladogénesis no tuvieron que formarse de manera simultánea, sino que pudieron ir surgiendo del gran centro evolutivo principal en tiempos distintos, como ocurre con otros linajes de organismos. Esta hipótesis está latente en las mentes de muchos paleoantropólogos, pero tiene que definirse y concretarse. El análisis del mtDNA de los denisovanos es muy reciente y apunta a la existencia de un antecesor común de estos humanos de las montañas Altai de Siberia, los neandertales y nuestra propia especie en algún lugar indeterminado, pero con una antigüedad de un millón de años. Quizá la novedad más importante de esta hipótesis es incluir en el proceso a las poblaciones de Asia. Ya hemos dicho a lo largo de estas páginas que la evolución humana en Asia se ha tratado de manera global, sin plantear las dudas que genera la diversidad en Europa. La influente «doctrina científica» de China durante las últimas décadas no ha dejado hueco al debate, en el que la teoría multirregional fue tomada como un dogma. Por fortuna, las cosas están cambiando hacia una discusión mucho más abierta. No se nos puede escapar un hecho adicional importante. Si el proceso de cladogénesis sucedió en el este de África y/o en suroeste de Asia, el resto de las poblaciones africanas y asiáticas que no participaron en el proceso quedaron separadas de manera definitiva durante el resto del Pleistoceno.

La duración del proceso de cladogénesis habría sido suficientemente larga como para ver nacer a *Homo antecessor*, *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens* y quién sabe si a *Homo pekinensis*, por citar otra especie nombrada en el pasado a partir de los restos hallados en el yacimiento chino de Zhoukoudian.⁴ O tal vez todos estos humanos no sean sino subespecies de una especie todavía por nombrar. Como se dijo más arriba, la cuestión de los nombres es quizá lo menos interesante de nuestra historia. Lo que realmente importa es reconocer los hechos y saber que este proceso fue relativamente largo y muy rico en matices. Entre los acontecimientos más notables contamos nada menos que con el surgimiento de los neandertales.

Hacia finales del Pleistoceno Medio, hace unos 250.000 años, Europa fue testigo de la aparición de una nueva forma de ser humano. Sus rasgos faciales y dentales ya están presentes en los homínidos de la Sima de los Huesos de Atapuerca (430.000 años de antigüedad). Los amplios senos paranasales contribuyen a formar una cara proyectada (prognatismo mediofacial) diferente de la nuestra y muy particular. Pero el neurocráneo de los neandertales es distinto y peculiar. Su tamaño es muy grande y su forma, ancha, relativamente baja, alargada y esférica en vista posterior, representa una característica exclusiva de estos humanos. Su estatura es menor que la de sus antepasados del Pleistoceno Medio, con un cuerpo macizo y musculado. No se trata aquí de realizar una descripción de los caracteres del esqueleto de los neandertales, que puede encontrarse en cualquier obra especializada. Sin embargo, es interesante preguntarse por el origen de esta población tan conocida por todos y explicar su éxito evolutivo durante varias decenas de miles de años.

Durante todo el Pleistoceno Medio, el hemisferio norte de la Tierra conoció fases muy agudas de empeoramiento climático. La mayor parte de Europa estuvo cubierta por una potente capa de hielo durante aproximadamente 360.000 años, repartidos en siete períodos de unos 50.000 años. No podemos obviar que los Alpes, los Balcanes, los Cárpatos y los Pirineos representaron barreras geográficas inexpugnables para nuestros ancestros de esa época. La consecuencia fue el aislamiento prolongado de numerosas poblaciones, casi siempre relegadas a las penínsulas europeas, cuyo clima mediterráneo atemperó las condiciones glaciales y sirvió de refugio a plantas y animales. Los humanos comenzamos a dominar *el fuego* en Europa hace unos 400.000 años, pero este trascendental avance cultural no fue suficiente para vivir en regiones cubiertas por un manto de hielo que pudo alcanzar un kilómetro de espesor. En estas condiciones, la deriva genética y el efecto de fundadores⁵ actuaron como catalizadores de poblaciones diversas y diferentes a las contemporáneas de África y el resto de Eurasia. Es muy posible que la aparición de los llamados neandertales clásicos fuera una consecuencia de tales circunstancias.

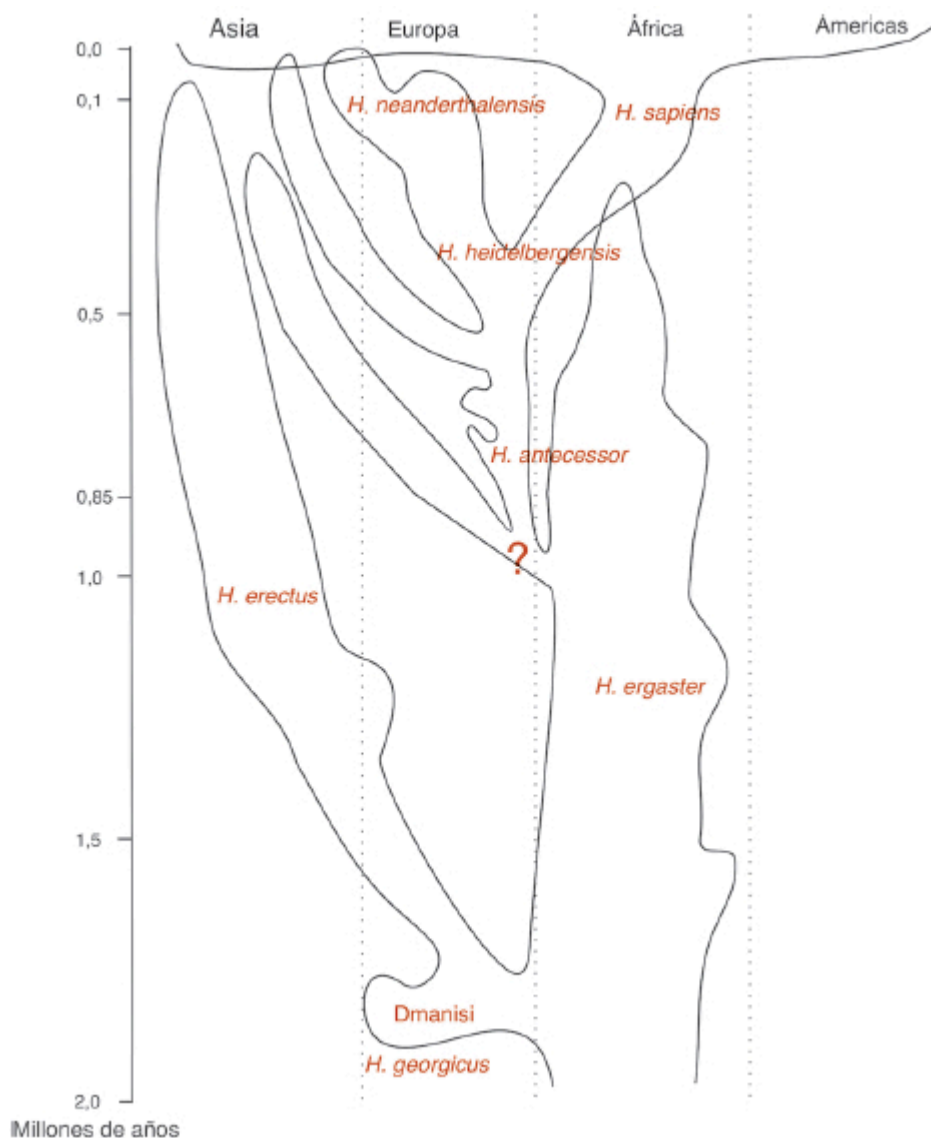


FIGURA 3.8. Esquema hipotético de la evolución del género *Homo*. En este esquema reconocemos que África y Asia fueron testigos de la evolución de *Homo ergaster* y *Homo erectus*, respectivamente, en contra de quienes postulan que las dos especies representan un único taxón. Para estos últimos, *Homo erectus* tiene un recorrido evolutivo de unos 2 Ma y vivió tanto en África como en Eurasia. Por el contrario, otros investigadores consideramos que las diferencias morfológicas en el conjunto de fósiles de estos dos continentes responde no sólo a los efectos del tiempo, sino a las barreras geográficas sostenidas durante miles de años. Estas barreras y el «efecto tiempo» fueron suficientes para promover diferencias reconocibles, que se ajustan al concepto paleontológico de especie. Asimismo, podemos notar la proximidad de *Homo antecessor* a un posible evento de cladogénesis en el Pleistoceno Inferior. Si queremos buscar un nombre apropiado para la especie «madre» de este evento, el más próximo es precisamente *Homo antecessor*. El hallazgo de esta especie en el extremo más occidental de Eurasia no es óbice para considerar que su denominación pueda ser adecuada para nombrar un evento bien reconocido por todos los especialistas: el cambio hacia la modernidad. © Susana Sarmiento

Los neandertales, sin embargo, no fueron una población relegada a un territorio concreto, sino que aprovecharon las mejorías climáticas de los períodos interglaciares para expandir su área de influencia hacia una gran parte de Eurasia. La presencia de neandertales en el Corredor Levantino, a las puertas de África, es un buen ejemplo de su éxito como especie. Si los análisis genéticos confirman la relación de los neandertales con los denisovanos de las montañas Altái de Siberia, será evidente que aquellos humanos pudieron conocer las poblaciones de China y estar a punto de alcanzar las costas del océano Pacífico. Los neandertales idearon una nueva forma de tallar la piedra, realizando herramientas especializadas en tareas muy diversas, controlaron el fuego manteniendo vivas las hogueras durante larguísimos períodos de tiempo, fueron formidables cazadores sociales, enterraron a sus difuntos con ceremonias simbólicas y patrones definidos y algunos indicios apuntan hacia un cierto conocimiento del arte. La última prueba se ha localizado en la cueva de Gorham, en el peñón de Gibraltar, donde los investigadores han descrito grabados sencillos en una superficie de unos 300 centímetros cuadrados en el suelo de la cueva. Nadie ha podido interpretar el significado de estos grabados y algunos piensan que representan sólo un

resultado gráfico accidental sucedido mientras se cortaban trozos de carne o de la piel de algún animal. Esta interpretación negativa de las evidencias de la cueva de Gorham busca restar importancia a humanos con un cerebro de gran tamaño y posiblemente de notable complejidad, como veremos en el capítulo siguiente. Todo esto sucedía al mismo tiempo que se gestaba el origen de nuestra especie al otro lado del Mediterráneo.

Allegro molto

Sobre el origen de *Homo sapiens*

El origen de nuestra especie es un tema sobre el que ya reflexionó Charles R. Darwin, tras sentar las bases de la evolución de las especies por selección natural. Un siglo después, la aparición de los humanos modernos ha sido quizá el debate más apasionante de los últimos 30 años. No es para menos, puesto que en paralelo a los datos empíricos obtenidos sobre esta cuestión se ha desarrollado una polémica que trasciende la ciencia e interesa a filósofos, religiosos y defensores de ideas más o menos trasnochadas, cuando no peligrosas. Estamos preguntándonos por *nosotros* mismos. Queremos saber cómo, cuándo y por qué surgió *Homo sapiens*. No son cuestiones banales, que podrían ser enfocadas desde muchos puntos de vista. Sin embargo, nuestro objetivo es sólo científico. Otros posibles planteamientos, que no dejaremos de mencionar, escapan de los intereses de este libro.

El anatomista alemán Franz Weidenreich tuvo oportunidad de estudiar todo el registro fósil de su época, que se limitaba fundamentalmente a los hallazgos producidos en Eurasia. Gracias a sus investigaciones con los fósiles hallados en China, y en particular los del yacimiento de Zhoukoudian, Weidenreich fue el precursor de la teoría multirregional sobre el origen de las poblaciones actuales. Según ella, todos los seres humanos procederíamos de la evolución de una especie, que habitó en el Viejo Mundo y cuyas poblaciones nunca dejaron de perder el contacto genético entre ellas. El resultado fue el surgimiento de *Homo sapiens*, una especie de gran diversidad morfológica. Sin entrar en detalles y en el debate correspondiente, es evidente que la cultura de finales del siglo XIX y la mitad del siglo XX estaba todavía impregnada de un fuerte sentimiento racista. Los seres humanos del planeta no tenemos la misma apariencia y las diferencias se acentúan mediante elementos culturales, como el atuendo, los objetos simbólicos que adornan el cuerpo y las propias costumbres.

Carleton S. Coon fue un reputado antropólogo americano, cuyos trabajos y azarosa vida profesional merecerían su propio apartado en este capítulo. Coon estuvo fuertemente influido por la teoría poligénica¹ sobre el origen de la humanidad en razas diferentes, así como por los trabajos de Weidenreich. Para Coon, la existencia de razas es un hecho provocado por el origen geográfico de cada una de ellas. La rivalidad entre todas las poblaciones humanas del planeta habría llevado a una selección de la diversidad actual. Las observaciones de Coon predicen la existencia de hasta cinco razas diferentes y la firme convicción de la superioridad de unas sobre otras. Su obra dedicada a las razas de Europa, publicada en 1939, fue el preludio de su teoría sobre la superioridad de ciertos grupos humanos. Todos conocemos las desastrosas consecuencias de esta absurda teoría en la historia del siglo XX. Por desgracia, la influencia de la obra de Coon ha llegado hasta nuestros días: las teorías racistas siguen vivas, a pesar de la enorme cantidad de datos empíricos en su contra. De hecho, la secuenciación del genoma humano ha demostrado que, en realidad, los genes nos dicen que tales razas no existen.

En 1984 los paleoantropólogos Milford H. Wolpoff (Universidad de Michigan, USA), Alan S. Thorne (Universidad Nacional de Australia) y Wu Zinzhi (Instituto de Vertebrados y Paleontología de Pekín) iniciaron una defensa a ultranza de la teoría multirregional de nuestra especie postulada por Franz Weidenreich. Muchos quisieron ver en esta iniciativa un paralelismo con las teorías de Coon. Aunque en cierto modo la teoría multirregional y el poligenismo tienden a confundirse, lo cierto es que Wolpoff, Thorne y Wu han querido huir del estigma racista que les ha perseguido siempre. Estos investigadores son de otra generación y se formaron bajo una perspectiva científica incuestionable. Hasta la década de 1980, la autoridad moral que Ernst Mayr impuso en 1950 sobre la taxonomía de los homínidos sólo tuvo respuesta en la osadía de Richard Leakey, Philip Tobias y John Napier, cuando en 1964 propusieron la especie *Homo habilis*. Pero la entrada en escena de esta

nueva especie no empañó la idea de que *Homo erectus* fue la gran conquistadora del Viejo Mundo. Wolpoff, Thorne y Wu han seguido la taxonomía sintética de Mayr y han defendido siempre la unicidad de *Homo erectus*, cuya antigüedad se cifra ya en al menos 1,8 Ma. Esta especie se habría expandido por África, Asia y Europa, pero sus poblaciones habrían mantenido un contacto genético a través del tiempo. Como resultado de la evolución de *Homo erectus*, nuestra especie fue apareciendo en África y Eurasia a través de formas intermedias, cada vez más parecidas a nosotros. Wolpoff, Thorne y Wu no han defendido la evolución paralela de poblaciones distanciadas por miles de kilómetros, sino la evolución de una especie cosmopolita estrechamente unida por lazos genéticos. Los ejemplares de aspecto más evolucionado, como los restos craneales de Dali, Jinniushan y Maba (China) representarían formas intermedias entre *Homo erectus* y *Homo sapiens* y la mejor prueba de que la hipótesis del origen multirregional de nuestra especie es acertada. La diversidad que hoy podemos observar entre diferentes poblaciones sería el resultado de adaptaciones locales y no de un origen poligénico de fuertes connotaciones raciales.

Sin embargo, el incremento del registro fósil ha sido inexorable y el progreso en el ámbito de la genética ha ofrecido nuevas respuestas. Antes de exponer la hipótesis alternativa al origen multirregional es necesario recordar que la densidad demográfica de las especies del Pleistoceno fue muy baja y el modelo de la desaparición continuada de grupos humanos pudo ser la norma más que la excepción. África y Europa tuvieron barreras geográficas inexpugnables motivadas por la sucesión de épocas glaciales e interglaciares, de intensidad creciente durante el último millón de años. Las investigaciones en el ámbito de la genética corroboran el distanciamiento evolutivo entre poblaciones que vivieron separadas durante miles de años. Los neandertales son el ejemplo mejor conocido. Cada vez resulta más complicado defender la integridad de una especie humana en el Pleistoceno, distribuida por una extensión de cerca de 85 millones de kilómetros cuadrados, compartimentada por el Mediterráneo, docenas de cadenas montañosas y desiertos inhabitables. Los supuestos lazos genéticos parecen más una quimera que una realidad en el mundo perdido del Pleistoceno.

Aun así, muchos científicos siguen defendiendo que la especie *Homo erectus* tuvo una gran longevidad y que ocupó una gran extensión territorial de África y Eurasia. Pero, con independencia de debates y confrontaciones sobre el nombre que deba recibir cada población del Pleistoceno, son ya muy pocos los que piensan en una transformación evolutiva de *Homo erectus* hacia *Homo sapiens*. La teoría multirregional se ha ido diluyendo en el mar de dudas generado por las evidencias del registro fósil y por el avance de las investigaciones sobre el genoma humano y el de algunas poblaciones pretéritas.

A medida que se han ido produciendo descubrimientos en África y Eurasia, las evidencias nos han mostrado un panorama evolutivo muy sugerente durante el Pleistoceno Medio. Mientras que en Europa se desarrollaban los antepasados de los neandertales, de aspecto inconfundible, en el resto de Eurasia evolucionaban poblaciones con un patrón muy general de rasgos arcaicos. África, en cambio, parece ser el escenario de una historia muy distinta. Los fósiles africanos de la segunda mitad del Pleistoceno Medio son muy particulares. Podemos destacar los de Eliye Springs y KNM-ER 3884 (Etiopía), Florisbad y Klasies River Mouth (Sudáfrica), Jebel Irhoud (Marruecos), Herto y Omo-Kibish (Etiopía) y Ngaloba 18 (Tanzania). Estos fósiles parecen estar contando una historia diferente a la de Eurasia. Su antigüedad es inferior a 300.000 años y su aspecto, a todas luces moderno, está claramente derivado hacia la morfología de nuestra especie. En particular, los restos craneales del yacimiento de Herto han sido asignados a la subespecie *Homo sapiens idaltu* por Timothy White, debido a que no es posible distinguirlos de especímenes robustos de nuestra especie. El ejemplar BOU-VP-16/1 está representado por un cráneo alto y redondeado, con un volumen interno de 1.450 centímetros cúbicos así como por una cara robusta pero idéntica a la nuestra. Las dataciones mediante el método de los isótopos del argón para los restos de Herto estiman la antigüedad de esta población en unos 160.000 años. No cabe duda de que en el continente africano se estaba produciendo un proceso evolutivo diferente al que sucedía en Eurasia. ¿Cómo explicar el aspecto casi plenamente «*sapiens*» de las poblaciones africanas de la segunda mitad del Pleistoceno Medio con respecto a las eurasiáticas? Bajo la perspectiva de la hipótesis multirregional, los fósiles africanos de esta época representan un grave problema.

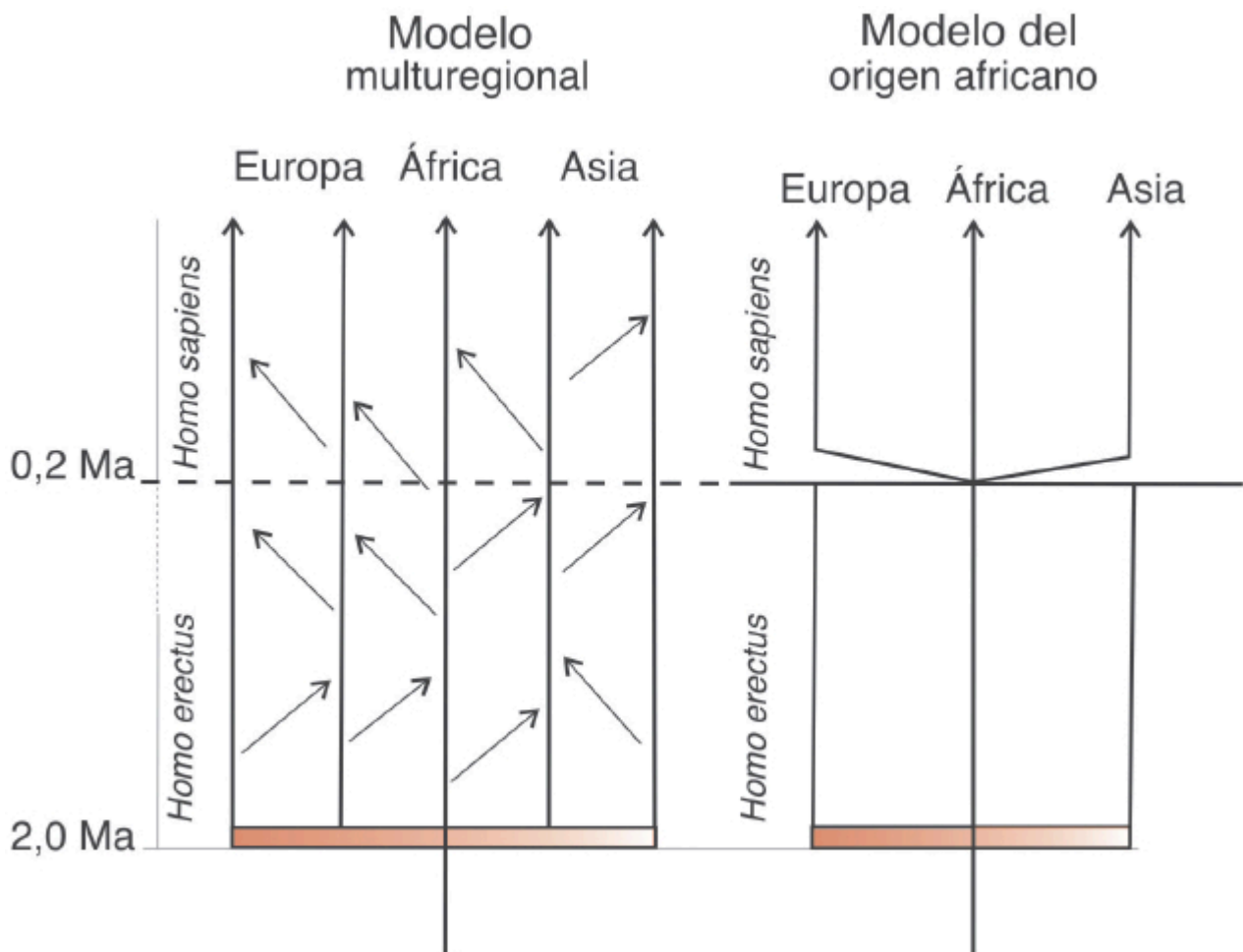


FIGURA 3.9. El esquema presenta las dos hipótesis que han competido durante años acerca del origen de *Homo sapiens*. El modelo multirregional propone una continuidad evolutiva en África, Asia y Europa desde la primera expansión de los homínidos fuera de África. En la actualidad se asume que esa expansión sucedió hace unos dos Ma (2,0 Ma). Las poblaciones que vivieron tanto en África como en Eurasia habrían mantenido un cierto contacto, evitando así procesos de especiación. De ese modo y de manera progresiva, la especie *Homo erectus* habría dado lugar a nuestra especie hace unos 100.000 años. El modelo de origen africano postula la aparición de *Homo sapiens* en África hace unos 200.000 años (0,2 Ma). Tras su expansión fuera del continente africano, nuestra especie sustituyó a las poblaciones de *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, etc., que habitaban en África y Eurasia. Las investigaciones sobre el genoma de poblaciones recientes y en algunos fósiles apoyan este último modelo, sin olvidar que dichas investigaciones reconocen ahora la posibilidad de hibridaciones puntuales de *Homo sapiens* con las poblaciones autóctonas de cada continente. © Susana Sarmiento

Los paleoantropólogos Günter Bräuer y Christopher Stringer fueron los primeros en ofrecer una solución a este aparente problema. La especie *Homo sapiens* se originó en África y sólo en este continente, quizá mediante un cuello de botella en una población de pocos miembros efectivos. Eurasia habría quedado entonces al margen del proceso evolutivo que dio lugar a nuestra especie. Esta hipótesis surgió a mitad de la década de 1980: la teoría multirregional había sido cuestionada por primera vez. El cambio de paradigma estaba en ciernes. En poco tiempo la hipótesis alternativa fue conocida como *Out of Africa*, tras el impacto mediático producido por la película «Memorias de África» estrenada en 1985, dirigida por Sydney Pollack, protagonizada por Meryl Streep y Robert Redford, y basada en el libro autobiográfico de la escritora danesa Karen Blixen.

Paleogenética. Los genes perdidos

El problema sobre el origen de nuestra especie era demasiado importante como para quedarse sólo en el ámbito de la paleoantropología. Los genetistas entraron con fuerza e ingenio en la cuestión. ¿Qué podemos saber sobre nuestra historia evolutiva a través de los genes? Las investigaciones en este campo se han abordado desde dos perspectivas. El ámbito de la «paleogenética» indaga en el material genético todavía conservado en fósiles de cierta antigüedad. Recordemos que el registro más antiguo de mtDNA (molécula genética de la que hemos hablado anteriormente) se ha

localizado por el momento en los restos humanos de la Sima de los Huesos de la sierra de Atapuerca. La antigüedad de los homínidos de este lugar se ha estimado en 430.000 años, todo un logro para el ámbito de la paleogenética, que hasta 2013 se conformaba con identificar genes de no más de 60.000 años. La segunda fuente de información procede de la comparación del DNA de seres humanos actuales de procedencias diversas. Así fue como en 1987 Rebecca Cann, Mark Stoneking y Allan Wilson publicaron en la revista *Nature* sus datos sobre la variabilidad del mtDNA de cerca de 150 personas de procedencia muy diversa. Los resultados de estos investigadores sugerían una mayor diversidad en las variantes (haplogrupos o grupos de alelos específicos) del mtDNA de origen africano, así como el hallazgo de mutaciones génicas en el mtDNA de las personas de otras procedencias. El mtDNA africano representaría la secuencia primitiva de la que habrían derivado las demás. El tiempo estimado por los tres investigadores para que dicho mtDNA ancestral se hubiera diversificado en las variantes actuales se valoró (considerando una tasa de mutación estándar) en unos 200.000 años. Puesto que las mitocondrias y, por tanto, el mtDNA proceden del óvulo y no de los espermatozoides, la conclusión de aquel artículo pionero sugería que las primeras mujeres de nuestra especie aparecieron en África durante el Pleistoceno Medio, coincidiendo con los datos aportados por el registro fósil.

Como bien podemos imaginar, los resultados de Cann y sus colegas representaron un revulsivo muy importante en las investigaciones sobre nuestro origen. Muy pronto aquellos resultados fueron bautizados como la teoría de la «Eva mitocondrial» o la «Eva Negra», en alusión a que los datos se referían a mujeres y no a hombres. Y éste fue precisamente uno de los mayores escollos que encontraron Cann, Stoneking y Wilson. ¿Puede explicarse un hecho tan crucial para la humanidad estudiando tan sólo el mtDNA?, ¿por qué tenemos que aceptar una determinada velocidad de mutación, que condiciona en gran manera las estimaciones de tiempo?, ¿qué sucedió con los hombres? Esta última cuestión tuvo que resolverse cuanto antes, porque la historia evolutiva de nuestra especie tiene que ser la misma para los dos sexos. La respuesta pudo encontrarse estudiando el DNA nuclear, que compartimos todos los humanos (y que evoluciona más lentamente que el mitocondrial). Pero, en particular, los expertos se fijaron en el cromosoma Y. Este cromosoma, exclusivo del sexo masculino, tiene un gran interés para este tipo de investigaciones por la presencia de una serie de haplogrupos bien identificados. Como en el caso del mtDNA se trata de identificar haplogrupos primitivos y derivados, para luego realizar su seguimiento a través de individuos de procedencias muy diversas. Las investigaciones del DNA nuclear del cromosoma Y llevaron a las mismas conclusiones a las que habían llegado Cann y sus colegas en 1987 con el mtDNA. El origen de nuestra especie se localiza en el África subsahariana, desde donde se llevó a cabo una paulatina expansión hacia los confines del planeta durante los últimos 100.000 años. Es más, ha sido posible confeccionar mapas sobre las rutas de expansión de nuestra especie gracias al estudio de los haplogrupos identificados en el cromosoma Y. La hipótesis del *Out of Africa* implica una única expansión, ocurrida hace menos de 100.000 años, durante la cual se habría producido una disminución de la variabilidad genética y fenotípica. El proceso de expansión hacia los cinco continentes habría estado marcado por numerosos casos de efecto de fundadores, cuellos de botella y derivas genéticas. Estos procesos implican un muestreo al azar de la variabilidad genética original en diferentes territorios más o menos aislados del mapa del mundo, y la fijación de esa variabilidad en cada una de las subpoblaciones resultantes. Ahora sabemos que la expansión de *Homo sapiens* sucedió en varias etapas y por lugares diferentes. Sin embargo, la diferencia temporal entre cada expansión es tan pequeña en términos geológicos que, a todos los efectos, podemos hablar de un único evento de salida desde el continente que nos vio nacer como especie.

El nuevo paradigma ha sido admitido por la mayoría de los especialistas, aunque no todos han aceptado la simplicidad de la propuesta. A medida que los investigadores han seguido obteniendo información para contrastar la hipótesis del *Out of Africa* se han encontrado con nuevos datos, que complican la historia de nuestros orígenes. La buena noticia es que ningún resultado supone una enmienda a la totalidad de los planteamientos. Pero quedan muchas cuestiones en el aire. En primer lugar, podemos preguntarnos por el lugar utilizado para la expansión de la población africana hacia el resto del planeta. Se daba por seguro que los humanos de anatomía moderna, descendientes de la Eva Negra, se encontraron con los neandertales en el Corredor Levantino hace algo menos de 100.000 años. En cierto momento, las poblaciones de nuestra especie habrían roto la resistencia de los neandertales, para penetrar primero hacia Eurasia y más tarde hacia Australia y las Américas. Existe una certidumbre muy fundada sobre este punto, a tenor del registro fósil de

dicha región, con restos como los de los yacimientos de Jebel Qafzeh y Es Skhül. Estos hallazgos y el propio planteamiento de la hipótesis del *Out of Africa* implican una expansión hacia el norte de las poblaciones subsaharianas de las que supuestamente procedemos todos los humanos. Esta expansión implica el paso franco por una barrera supuestamente infranqueable: el gran desierto del Sáhara.

Este problema ha quedado soslayado con las investigaciones paleoclimáticas en la mitad norte del continente africano (ver capítulo «Allegro agitato»). Los ciclos glaciales e interglaciares, acentuados durante los últimos tres millones de años, terminaron por forjar la formidable barrera geográfica del Sáhara. Sin embargo, las investigaciones sobre la geología de la región han demostrado la viabilidad de la vida en las regiones del Sáhara en diferentes momentos del Pleistoceno, con una elevada pluviosidad, formación de grandes lagos y cursos fluviales, y una vegetación suficiente como para permitir la vida de numerosas especies de vertebrados. Por ejemplo, un escenario como éste se produjo hace aproximadamente 135.000 años. Otro similar ocurrió hace unos 85.000 años. El paso desde el África subsahariana hacia el Corredor Levantino quedó expedito en éstos y otros momentos del Pleistoceno y del Holoceno.

También se ha propuesto el paso de las poblaciones africanas hacia Eurasia a través del estrecho de Bab el-Mandeb. El brazo de mar entre la región actualmente ocupada por el estado de Yibuti y la península de Arabia tiene una longitud de unos 30 kilómetros y una profundidad de poco más de 300 metros. Sin duda, nuestros antepasados africanos pudieron cruzar ese estrecho, a juzgar por la antigüedad del yacimiento de Jebel Faya, localizado en el actual estado de los Emiratos Árabes Unidos y próximo al estrecho de Ormuz. Las herramientas de piedra halladas en este yacimiento tienen una antigüedad aproximada de 125.000 años y son muy similares a las halladas en África en yacimientos contemporáneos. Los descensos del nivel del mar durante épocas glaciales pudieron facilitar el paso por los estrechos de Bab el-Mandeb y Ormuz para colonizar otras regiones del sur de Asia. Así pues, se puede plantear que el éxodo de nuestra especie pudo suceder en dos o más oleadas migratorias a través de lugares diferentes y en momentos distintos. Existen datos recientes obtenidos por un equipo de genetistas liderados por Gisela Kopp en los papiones de la especie *Papio hamadryas*, que viven en el este de África y en la costa oriental de la península de Arabia. Como estos primates fueron domesticados por los egipcios se llegó a pensar que las poblaciones de papiones de la península de Arabia fueron transportadas por grupos humanos en fechas históricas. Sin embargo, los análisis del DNA de diferentes poblaciones de babuinos de estas regiones han demostrado que los ejemplares de *Papio hamadryas* de la península de Arabia se separaron de sus congéneres africanos hace al menos 130.000 años. La cifra coincide bien con el posible paso de nuestra especie por Bab el-Mandeb y nos invita a pensar que tanto los papiones como nosotros tuvimos un paso franco por el cuerno de África antes de que terminara el Pleistoceno Medio. Quizá los neandertales nos cerraron el camino hacia Europa, donde no llegamos hasta hace poco más de 40.000 años. En cambio, los yacimientos de China sugieren la presencia de *Homo sapiens* más allá de la barrera de los 100.000 años (yacimiento de Zhirendong, sur de China), un evento que aún requiere investigación y datos más consistentes.

Por otro lado, y ante el hecho de que todavía no se ha podido obtener DNA en fósiles africanos de los últimos 200.000 años, las investigaciones han vuelto a centrarse en la morfología de los cráneos de esa época. Los cráneos africanos de aspecto moderno muestran una gran variabilidad y tienen un notable parecido con poblaciones modernas de procedencias diversas. Este hecho sugiere que las poblaciones africanas de finales del Pleistoceno Medio no formaban un grupo uniforme y que su herencia está dispersa por todo el planeta. Una vez más, y esta vez desde el ámbito de la paleoantropología, se pueden proponer varias migraciones desde África, en un período que comenzó en torno a hace 130.000 años, como apoyan los datos del yacimiento de Jebel Faya. La colonización del planeta por *Homo sapiens* se produjo desde África, pero el modelo puede ser mucho más complejo de lo que sugieren los primeros datos ofrecidos por la investigación del genoma humano.

La claves del cerebro

Cuando hablamos del origen de *Homo sapiens* estamos abocados sin remedio a preguntarnos sobre la importancia del cerebro en todo cuanto ha sucedido en nuestra vertiginosa evolución durante los últimos 150.000 años. El tiempo transcurrido desde el origen y la expansión de *Homo sapiens* hasta nuestros días es relativamente muy corto. Para empezar, podemos preguntarnos por el precio que ha tenido que pagar nuestra especie durante el proceso del parto de cada nuevo individuo, por el hecho de haber logrado un cerebro de gran tamaño. Al adquirir la postura erguida y el bipedismo, el primer problema que tuvimos que afrontar fue dar una respuesta al proceso fisiológico del parto. Como vimos en el primer capítulo de esta tercera sección, la morfología de la pelvis de los homínidos tuvo que cambiar para adaptarse a la nueva forma de locomoción y las modificaciones fueron determinantes para el proceso del alumbramiento experimentado por las hembras. En los cuadrúpedos la pelvis es alargada y los tres huesos, íleon, isquion y pubis, se sitúan en planos aproximadamente paralelos, de manera que el feto sigue una trayectoria rectilínea en su camino hacia el exterior. Si el tamaño del cerebro del recién nacido es relativamente pequeño con respecto al canal del parto, el proceso no presentará problemas obstétricos relevantes. Sin embargo, nuestra postura bípeda implicó no sólo una disminución del tamaño del isquion y el pubis, sino un cambio muy notable en la geometría de la pelvis y en el recorrido que ha de seguir el feto durante su viaje desde el útero materno hacia el exterior. El canal del parto dejó de tener una trayectoria rectilínea, para experimentar un giro muy característico. El parto de nuestra especie se produce en dos fases. El primer escollo está formado por el anillo óseo que forman el borde inferior del íleon, el borde superior del cuerpo del pubis y el hueso sacro. Sin querer entrar en detalles y nomenclaturas anatómicas farragosas, diremos que este anillo se denomina «estrecho superior», cuya forma ha cambiado totalmente con respecto a la de otros vertebrados. En estos últimos el estrecho superior tiene forma alargada en sentido antero-posterior, mientras que en *Homo sapiens* la mayor anchura es transversal. En los chimpancés la cabeza del recién nacido es notablemente más pequeña que el diámetro del canal de parto y durante el alumbramiento se sitúa con la cara mirando hacia su madre. Este hecho es muy importante, porque la madre podrá limpiar a su cría recién nacida con gran facilidad. Las madres chimpancé prefieren la soledad de la noche para dar a luz. Se bastan por sí mismas. Nosotros hemos perdido esa ventaja.

En nuestra especie, la cabeza del recién nacido es muy grande con respecto al canal del parto. Es lo que técnicamente se denomina desproporción céfalo-pélvica. En esas circunstancias, la posición de la cabeza tiene que ponerse de lado para adaptarse a la forma del estrecho superior. El segundo escollo que debemos superar en el momento del parto es la presencia de las espinas ciáticas (o isquiáticas) del isquion, que a mitad del camino producen el estrechamiento del canal del parto. A continuación el feto se encuentra con la necesidad de girar primero la cabeza y luego el resto del cuerpo para afrontar la salida de la pelvis a través del estrecho inferior, formada por el anillo óseo que forman las tuberosidades isquiáticas, la sínfisis púbica y el cóccix (la parte inferior del hueso sacro). La forma del estrecho superior obliga a que la cabeza del feto tenga que girar hacia una posición sagital. La rotación de la cabeza, sin embargo, no termina con la misma posición que en los chimpancés, mirando hacia la madre, sino al revés, presentando el occipital y con la cara boca abajo. Si la madre interviene en ese momento las consecuencias podrían ser funestas para su hijo, al no controlar el esfuerzo que habría de realizar sobre su columna vertebral. Ante la dificultad y el riesgo que conlleva dar a luz en *Homo sapiens*, el parto tiene que ser asistido por la comadrona o por personas habituadas a estos menesteres. En definitiva, nuestro parto es un acto social, frente a la soledad del parto en otros primates.

FIGURA 3.10. El parto en nuestra especie es muy complejo, debido al recorrido que ha de realizar el feto desde su posición original hasta que sale del vientre de la madre. Los giros durante su tránsito por el canal del parto son necesarios para salvar los escollos que encuentra en su camino y por la peculiar forma de nuestra cadera. La cabeza es demasiado grande para seguir una trayectoria rectilínea, como sucede en otros primates, y tiene que cambiar su orientación a medida que el parto progresa. La anchura de los hombros también representa un problema, que el feto tiene que solventar en su recorrido desde el estrecho superior hasta el estrecho inferior, incluyendo la dificultad añadida que supone la presencia de las espinas ciáticas. © Eduardo Saiz Alonso

Si, gracias a la intervención de otro miembro de la especie, el paso de la cabeza del bebé por el canal del parto de la madre se ha desarrollado con normalidad y sin mayores complicaciones, aún nos queda el último escollo. Éste es, tal vez, el más delicado y el que suele provocar los problemas más habituales del parto de *Homo sapiens*: el paso del resto del cuerpo por el estrecho inferior, que puede provocar la llamada «distocia» de los hombros. En la actualidad, y para evitar mayores problemas, se practica una episiotomía para ampliar de manera artificial el espacio para el paso final de la cabeza y los hombros del recién nacido. Esta pequeña intervención quirúrgica no es peligrosa si se realiza correctamente y evita roturas de clavículas o, en el peor de los casos, la muerte por asfixia del bebé debido al retraso en el momento del parto, que está generando una fuerte compresión del cordón umbilical.

En definitiva, la evolución hacia *Homo sapiens* no ha sido precisamente un camino de rosas, porque el primer instante de nuestra vida fuera del útero materno es un verdadero «calvario». Todas las complicaciones señaladas, sin duda responsables de un gran número de muertes de bebés durante el parto a lo largo de nuestro linaje, ponen en evidencia el resultado de un proceso evolutivo sin optimizar, y no la existencia de algún tipo de *diseño*, que de existir sería muy poco eficiente (o incluso perverso, como han señalado Richard Dawkins y otros científicos). Varios especialistas en este tema tan interesante, como Juan Luis Arsuaga, Karen Rosemberg, Robert Franciscus o Timothy Weaver, han discutido en sus investigaciones sobre la posibilidad de que las especies anteriores a la nuestra también hayan tenido un parto con rotación. El registro fósil no ayuda precisamente a llegar a un consenso en este tema tan interesante. Las únicas pelvis de australopitecos, Sts 14 (*Australopithecus africanus*) y A.L. 288-1 (*Australopithecus afarensis*), están incompletas, pero tienen la ventaja de que muy probablemente pertenecieron a individuos femeninos. Recordemos que la forma de la pelvis, y del canal del parto en particular, muestran el mayor dimorfismo sexual de todo el esqueleto humano y no es difícil averiguar el sexo de un individuo del pasado si se conserva su pelvis. A estos dos especímenes debemos sumar la pelvis de Gona (Etiopía), que cuenta con aproximadamente 1,2 Ma de antigüedad, la Pelvis 1 de la Sima de los Huesos de Atapuerca, la pelvis incompleta de Jinniushan (China), de finales del Pleistoceno Medio, y las pelvis mejor o peor conservadas de neandertales, como la de Kebara y la de Tabun C1 (Israel). Con este registro tan pobre, y considerando que alguno de estos ejemplares es claramente masculino (Pelvis 1 de Atapuerca, conocida como «Elvis»), no resulta extraño que los expertos no se pongan de acuerdo sobre esta cuestión.

En 2009, Timothy Weaver y Jean-Jaques Hublin realizaron una reconstrucción virtual por medios digitales de la pelvis neandertal de Tabun C1. Una vez finalizada la reconstrucción mediante la recreación por imagen especular de las partes perdidas, estos autores lograron obtener la forma de los estrechos superior e inferior de esta pelvis. De manera sorprendente, la forma del canal del parto obtenida por estos autores en su reconstrucción es diferente a la de nuestra especie. Weaver y Hublin movieron una vez más el debate sobre la posibilidad de que tanto los neandertales como las demás especies de homínidos no tuvieran necesidad de un parto con rotación de la cabeza del feto. Si tenemos en cuenta que las pelvis de todos nuestros ancestros fueron relativamente más anchas con respecto a la cabeza de los recién nacidos, es posible que Weaver y Hublin tengan razón. Pero queda mucho camino por delante y muchas pelvis fósiles por hallar para poder contrastar su hipótesis.

Por otro lado, existe un problema por resolver en relación a los cambios en la forma de la pelvis. Para empezar, las alas ilíacas de todos nuestros ancestros están situadas en un plano más abierto con respecto al eje del cuerpo, contribuyendo así a que las caderas fueran notable y relativamente más anchas que las nuestras. Este aspecto anatómico está relacionado con un tórax también más ancho (ver figura 3.2 del capítulo «Andantes»). Además, la distancia entre los acetábulos también ha sido relativamente mayor en nuestros ancestros. Recordemos que en los

acetábulos se articulan las cabezas de los fémures, por donde se transmite todo el peso del cuerpo. Cuanto más alejados están los acetábulos del centro de gravedad del cuerpo,¹ mayor es el coste energético que conlleva mantenernos erguidos al desplazarnos. En estas circunstancias la acción de los músculos abductores de la cadera (glúteos mediando y menor) es más intensa y consume más energía. Es posible que nuestras caderas, más estrechas, tuvieran una consecuencia negativa en el momento del parto. Pero este problema pudo compensarse con una mayor eficacia en la locomoción. El menor coste energético en carrera de los individuos de *Homo sapiens* pudo suponer una ventaja importante sino decisiva sobre las demás especies que nos precedieron. Nuestra enorme resistencia para correr largas distancias (lo que se pone de manifiesto, por ejemplo, en los corredores de maratones) es paradigmática y sólo es posible si el gasto energético del movimiento que conllevan estos desplazamientos es razonable.

Por otro lado, Leslie Aiello y Peter Wheeler se preguntaron hace algunos años sobre las razones del coste tan exagerado que conlleva el crecimiento, desarrollo y funcionamiento de nuestro cerebro. Nada menos que entre el 20 y el 25 % del metabolismo basal está dedicado a mantener el funcionamiento del cerebro que, como bien sabemos, no descansa aunque durmamos profundamente. En 1995 Aiello y Wheeler propusieron la llamada «hipótesis del tejido caro», que sigue siendo aceptada por la mayoría de los especialistas. Como explicamos en el capítulo «Allegro ma non troppo», hace unos 2,5 Ma la ingesta de carne se fue incrementando en nuestros antepasados africanos. La progresiva desaparición de la cobertera vegetal que nos había protegido durante toda nuestra trayectoria evolutiva nos dejó a merced de muchos predadores e hizo desaparecer algunos de los alimentos básicos de nuestra dieta. La caza de animales pequeños, a la medida de nuestras posibilidades físicas, la recolección de invertebrados o el aprovechamiento de la carne y la grasa de animales grandes matados por los predadores de las sabanas, fueron sustituyendo una parte significativa de nuestra dieta casi vegetariana. Como consecuencia de los cambios en la dieta, la selección natural fue más «permisiva» con la reducción y la simplificación de nuestro aparato digestivo. Ya sabemos que los mamíferos exclusivamente vegetarianos necesitan un aparato digestivo largo y complejo, para digerir los hidratos de carbono de cadena larga de los que se alimentan. Poco a poco, nuestros antepasados redujeron la cantidad de energía necesaria para el desarrollo y mantenimiento de un aparato digestivo complejo, que ya no necesitábamos. La energía sobrante pudo aprovecharse para desarrollar y mantener un cerebro cuyo tamaño y complejidad eran cada vez más necesarios en muchos aspectos de nuestra vida, incluido el desarrollo de estrategias complejas para conseguir alimento.

Cambios en la forma del cerebro

Nuestro cerebro es tres veces mayor que el de los simios antropoideos. Su corteza cerebral (neocórtex) tiene un grosor de entre 2 y 5 milímetros, una extensión de más de 2.000 centímetros cuadrados y está formado por seis capas, cada una con su peculiaridad, que no vamos a describir aquí: su composición está al alcance de cualquiera que desee leer un libro especializado sobre el cerebro. En cambio, resulta interesante comentar que la corteza está formada por multitud de columnas o «módulos» independientes entre sí, pero conectados a través de la denominada *capa IV*. Por último, es importante destacar que la corteza no es uniforme a lo largo de todo el cerebro, sino que su composición es variable en relación con su papel en el funcionamiento cerebral.

Especialistas como Philip Gunz y Simon Neubauer han encontrado una diferencia importante entre nuestra especie y los demás homínidos en lo que concierne al cerebro. Estos investigadores han estudiado la forma del cerebro de los chimpancés, los neandertales y los humanos modernos. El método empleado (morfometría geométrica) elimina el factor tamaño y considera sólo las variaciones de la forma que suceden durante el desarrollo del cerebro desde el nacimiento hasta que este órgano alcanza su tamaño definitivo. Recordemos que los neandertales llegaron a tener tamaños cerebrales superiores a los de *Homo sapiens*, mientras que los humanos del Pleistoceno Medio no estuvieron lejos de alcanzar un tamaño cerebral como el nuestro. Gunz y Neubauer han observado que la trayectoria ontogenética de la forma del cerebro humano es muy similar a la de los chimpancés y a la de los homínidos, excepto durante el primer año de vida. Aquí reside la gran diferencia, que refleja un modelo bien definido hace algunos años por Daniel Lieberman y sus colaboradores. El neurocráneo experimenta una «fase de globularización», en la que el cráneo

adopta una forma notablemente esférica. No tenemos más que recordar los cráneos alargados y más o menos bajos de *Homo erectus* y *Homo neanderthalensis* para darnos cuenta de las diferencias con el cráneo más corto y alto de *Homo sapiens*. La globularización se produce mediante una expansión relativa del lóbulo frontal, de los lóbulos temporales y de la fosa craneal posterior, un aplanamiento del área occipital y una flexión de la base del cráneo. Los lóbulos temporales parecen comenzar su expansión en otras especies de homínidos, de manera que la anchura máxima del cráneo se desplaza hacia arriba, en lugar de situarse en la parte más baja del cráneo. Basta con mirar un espécimen arcaico de *Homo erectus* y compararlo con un homínido del Pleistoceno Medio de Europa. En los neandertales se observan algunas diferencias con respecto a sus antecesores, como un cierto incremento relativo de los lóbulos frontales y parietales. Podría tratarse bien de una particularidad de esta especie, bien del resultado normal de un cerebro muy grande, que sigue una trayectoria biológica definida. Como vimos en el capítulo anterior, los neandertales fueron capaces de grandes logros tecnológicos y no se puede negar la complejidad de su cerebro. Sin embargo, queda claro que *Homo sapiens* dio el salto hacia una trayectoria ontogenética diferente del cerebro.

La fosa craneal posterior puede verse fácilmente en un cráneo seccionado, en el que se distingue también la fosa media y la fosa anterior. En la fosa posterior se alojan el tronco del encéfalo y el cerebelo. El tronco del cerebro está formado por el mesencéfalo, el puente de Varolio y el bulbo raquídeo, que sirven de enlace entre el cerebro, la médula espinal y los nervios periféricos a través del foramen magno. Este gran orificio del cráneo es precisamente el límite inferior de la fosa craneal posterior, cuyo límite superior recibe el nombre de *tentorium cerebelli* (en español «tienda del cerebelo»). Se trata de una extensión de la duramadre (una de las meninges que protege el cerebro), que separa el cerebelo del lóbulo occipital del cerebro. El aumento relativo de la fosa craneal posterior tiene una estrecha relación con el aumento del cerebelo, cuyo significado funcional veremos un poco más adelante al hablar de las capacidades cognitivas de nuestra especie. Por el momento es interesante saber que el cerebelo de *Homo sapiens* es más grande de lo esperado para un primate de nuestro tamaño corporal.

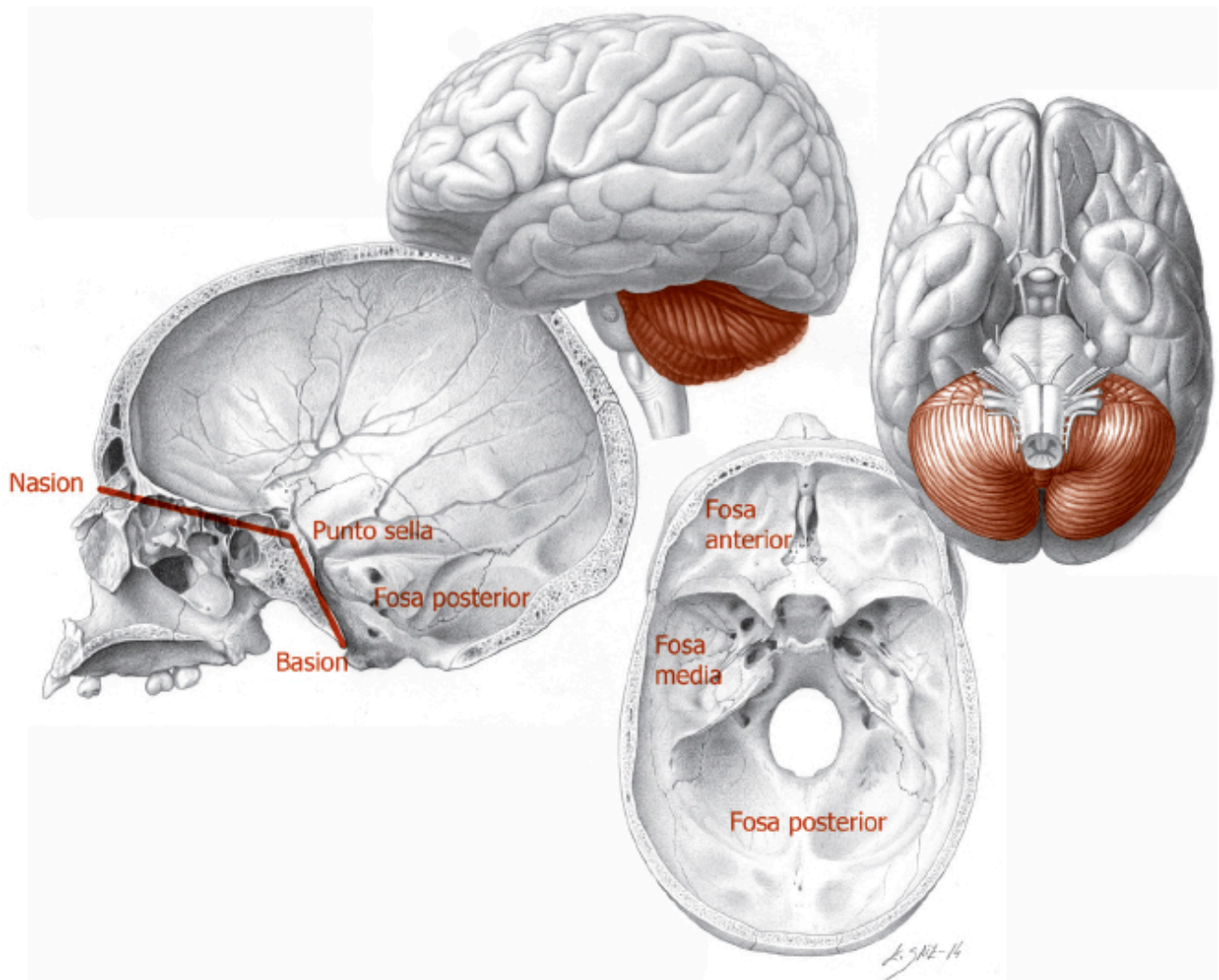


FIGURA 3.11. El cerebro de *Homo sapiens* se caracteriza por una fase de globularización muy prematura, que se produce durante el primer año de vida extrauterina. Esta fase implica también la temprana flexión de la base del cráneo, medida entre los puntos craneométricos, nasion, sella y basion. El cerebelo destaca en esta ilustración con un color diferente al del resto del cerebro. Más explicaciones en el texto. © Eduardo Saiz Alonso

Por último, la globularización cerebral implica una notable flexión de la base del cráneo. Esta flexión se ha determinado siguiendo varios protocolos, si bien tradicionalmente se mide por el ángulo que forman las rectas que unen el punto sella (punto situado en el centro geométrico de la silla turca en el hueso esfenoides) con el basion (punto más anterior del foramen magno en la base del hueso occipital) y con el nasion (punto más anterior de la línea de unión del hueso frontal y los huesos nasales). El nasion representa el límite anterior de la base del cráneo. Con respecto a la influencia de este aspecto del cráneo humano, los expertos han encontrado que la medida del ángulo de la base del cráneo no difiere entre las diferentes especies de homínidos, incluidos los australopitecos. Sin embargo, la flexión de la base del cráneo en *Homo sapiens* se produce en un momento en el que la velocidad de crecimiento del cerebro es muy elevada. La fase de globularización del primer año de vida parece ser única de nuestra especie y, por tanto, un rasgo derivado que no está presente ni en los chimpancés ni en otras especies de homínidos de nuestra genealogía. Es por ello que podemos preguntarnos por las consecuencias de este cambio a nivel cognitivo: ¿tenemos capacidades intelectuales superiores gracias a este cambio en el desarrollo de la forma del cerebro?

El gran salto de la humanidad

Homo sapiens es la única especie de la genealogía humana que queda en el planeta. Todos nuestros ancestros han desaparecido y este hecho nos hace reflexionar sobre muchas cuestiones. Es obvio preguntarse por nuestra posible superioridad cognitiva sobre las demás especies, que fueron desapareciendo a medida que nos adueñábamos de los cinco continentes. Un ejercicio interesante podría consistir en comparar las herramientas y el comportamiento (inferido del registro arqueológico) de los neandertales y de los *sapiens* arcaicos de cronologías similares. Paola Villa y Wil Roebroeks han investigado durante varios años sobre estas cuestiones. Su último trabajo, publicado en 2014, llega a la conclusión de que no existen diferencias apreciables en el utillaje de las dos especies que justifiquen la superioridad tecnológica de *Homo sapiens* frente a *Homo neanderthalensis*. Ninguna de las hipótesis sobre la inferioridad en la capacidad innovadora, cinegética o tecnológica de los neandertales puede resistir las pruebas de contraste a partir de las evidencias del registro arqueológico. Los neandertales se comunicaban mediante un lenguaje propio, tenían capacidad simbólica y una enorme resistencia a los rigores climáticos. Para estos investigadores quizá habría que volver a replantearse la asimilación genética de los neandertales, ahora que los genetistas han probado la posibilidad de mestizaje con descendencia fértil entre los dos tipos humanos. De hecho, todos los representantes de nuestra especie hemos mantenido algunos genes de neandertales.

Por supuesto, los trabajos de Villa y Roebroeks son sólo un ejemplo del interés que muchos investigadores han mostrado por nuestra presunta superioridad. Ciertamente es que las poblaciones humanas recientes hemos llegado a niveles culturales que superan con creces a los de cualquier otra especie del pasado. Sin embargo, este hecho ha sucedido una vez que desaparecieron la mayoría de nuestros competidores. Quizá la forma (que no el tamaño) del cerebro pueda darnos alguna respuesta. Así se lo han planteado algunos anatomistas, como Emiliano Bruner, que no han encontrado razones para pensar que la forma del cerebro tenga influencia alguna en las capacidades cognitivas de las últimas especies que han habitado el planeta. Otros investigadores, como Simon Neubauer, se preguntan si la globularización del cerebro puede haber influido en nuestras capacidades cognitivas. Como explicamos antes, este proceso es único de nuestra especie y se produce en el primer año de nuestra vida extrauterina, cuando se están estableciendo una enorme cantidad de conexiones neuronales.

Resulta tentador especular sobre la presunta superioridad de las capacidades cognitivas de *Homo sapiens*, aun dentro de un marco estrictamente científico. Los planteamientos de naturaleza diferente (filosófica o religiosa) forman parte del mismo problema, porque surgieron en la mente de nuestra especie como consecuencia de la propia actividad cerebral: ¿Quién sabe si los neandertales

se consideraron superiores a otras especies de homínidos con las que pudieron entrar en contacto durante su expansión por Eurasia? ¿Pudieron incluso verse como una especie superior a la de los *sapiens* que habíamos llegado de África? Evitemos, pues, especulaciones y preguntémonos por el crecimiento y el desarrollo cerebral en nuestra especie: ¿Qué conocemos sobre esta cuestión, en términos comparativos a nuestros parientes vivos más próximos? Quizá con ello podamos realizar una reflexión objetiva.

Crecimiento y desarrollo cerebral en *Homo sapiens*

El desarrollo del cerebro de los vertebrados comienza con el nacimiento de las células progenitoras de las futuras neuronas. Sigue con un proceso de diferenciación celular y una migración de las células hacia su ubicación definitiva en el cerebro. El crecimiento de dendritas y axones produce una compleja trama de conexiones entre las diferentes células cerebrales mediante millones de sinapsis formando una red, que por el momento los expertos son incapaces de desentrañar. El paso siguiente consiste en la «poda» de muchas de estas sinapsis, que fueron utilizadas durante la fase embrionaria. Finalmente, el proceso se completa con la protección de los axones mediante una vaina de mielina, que multiplica por cien la velocidad de transmisión de los impulsos nerviosos. La compleja regulación genética del programa que controla todo el proceso no se conoce todavía. Cada especie tiene su propio programa, que finalmente determina el tamaño, la forma de cada una de las regiones cerebrales y de todo el cerebro, así como la complejidad de la trama de conexiones neuronales. En este proceso, la velocidad, el tiempo y el momento relativo del inicio y final de cada evento desempeñan un papel fundamental en el desarrollo cerebral. Pequeños cambios en estos factores (*heterocronías* del desarrollo) pueden tener consecuencias de gran calado.

Una cuestión fundamental de nuestro desarrollo cerebral es la llamada *altricialidad secundaria*, un término introducido por Adolf Portmann en 1969. Nacemos con un enorme retraso neuromotor y cognitivo con respecto a otros mamíferos. Cuando nacemos, apenas nos movemos y emitimos un llanto débil para mostrar hambre, frío o dolor. Aún tardaremos como mínimo un año para dar nuestros primeros pasos como primates bípedos. Por el contrario, los chimpancés corretean en pocos meses por la selva. Portmann propuso la hipótesis del «dilema obstétrico» para explicar esta peculiaridad humana. La bipedestación redujo las dimensiones del canal del parto hasta un punto crítico, como hemos visto. Puesto que nuestra tasa de crecimiento cerebral es muy elevada durante la gestación tenemos que nacer antes de haber completado el desarrollo óptimo de las funciones cerebrales. Todos los simios antropoideos necesitan del cuidado de sus madres, pero el tiempo de dependencia es mucho más corto que en nuestra especie. Con la excepción del tiempo de lactancia, los pequeños simios se mueven con gran agilidad por su medio natural. Según Portmann, nuestra gestación tendría que durar unos 18-21 meses para nacer en las mismas condiciones neuromotoras que nuestros primos los simios antropoideos.

En 2012, Holly Dunsworth y otros autores propusieron una hipótesis distinta, que denominaron «hipótesis metabólica». Según estos investigadores, la señal para el inicio del parto está gobernada por el balance entre el metabolismo de la madre y el del feto, mediante una determinada concentración hormonal. Los seres humanos tenemos una tasa metabólica basal, condicionada precisamente por la cantidad de energía que necesita el cerebro. Podemos aumentar el gasto energético en situaciones límite, multiplicando hasta por cuatro o cinco veces esa tasa basal. Esto puede suceder durante lapsos breves de tiempo. Nos puede valer el ejemplo de un ciclista subiendo un puerto de primera categoría a ritmo infernal: el ciclista llegará exhausto después del esfuerzo supremo, ahora bien, si ese esfuerzo dura mucho tiempo el deportista puede llegar al colapso. Una madre gestante llega a valores de hasta 2,5 veces su tasa metabólica basal. Pero el tiempo dedicado a este esfuerzo es continuado. La madre necesita energía para mantener su propio cuerpo y su actividad normal, a lo que sumaremos el desarrollo del feto y de los tejidos que lo soportan, como la placenta. No olvidemos que el cerebro del feto está creciendo a gran velocidad. Llegado un momento, la madre es incapaz de gastar más energía y es entonces cuando se produce la señal para el parto. La lactancia seguiría siendo una exigencia energética muy importante para la madre, pero el gasto total para sacar adelante a la cría se repartiría en el tiempo, sin necesidad de llegar a valores extremos.

Las dos hipótesis no tienen por qué ser mutuamente excluyentes. Más bien al contrario,

podrían sumar sus efectos para que se produjese la señal para el parto. Dunsworth piensa que aún cabría la posibilidad de un mayor crecimiento de la cabeza del feto y que las madres podrían dar a luz a bebés con un tamaño cerebral de hasta 640 centímetros cúbicos. Sin embargo, en la actualidad estamos consiguiendo un éxito en el parto muy próximo al 100 % gracias a la tecnología. Si nos fijamos en poblaciones que no disponen de esos adelantos técnicos, la mortalidad debida a los problemas obstétricos es muy elevada.

Por otro lado, en las neuronas la formación de la vaina protectora de mielina tiene un papel crucial en la actividad de los axones. Los oligodendrocitos, en el sistema nervioso central, y las células de Schwann en el sistema nervioso periférico, son las células madre encargadas de formar la capa que protege a los axones. En seco, unas dos terceras parte de la mielina son lípidos (glucoesfingolípido y esfingomielina) y el resto proteínas. La vaina de mielina no es continua, sino que existen diminutas interrupciones de un micrómetro de longitud denominadas *nódulos* o *nodos de Ranvier*. La presencia de estos nódulos hace que el impulso nervioso viaje «a saltos», con una velocidad notablemente más elevada a la de los axones que carecen de mielina y sin posibilidad de error en su dirección. El color blanquecino de la mielina da nombre a la sustancia blanca del neocórtex, mientras que la ausencia de esta sustancia (por ejemplo, en los cuerpos neuronales) da lugar a lo que llamamos «sustancia gris». Se sabe que la densidad de fibras mielinizadas está relacionada con la madurez de las diferentes áreas cerebrales. Cuanto mayor sea esa densidad, mayor será la madurez de las regiones cerebrales y menor su capacidad de responder a nuevos estímulos del medio ambiente. Daniel J. Miller y un numeroso equipo de colaboradores realizaron un estudio comparado de la densidad de mielina en varias regiones del cerebro en humanos y chimpancés. En concreto, este equipo se centró en el estudio del neocórtex de las áreas sensorial, motora, visual y prefrontal. Sus resultados revelaron que los recién nacidos humanos carecemos de mielina en el momento del nacimiento, mientras que el 20 % de estas áreas ya está mielinizada en los chimpancés al final del proceso de gestación. En estos primates la mielinización termina durante la madurez sexual (aproximadamente hacia los 11 años) en la mayor parte del neocórtex cerebral, excepto en el área frontopolar. Esta área, donde residen funciones como la planificación, la toma de decisiones o la anticipación de los acontecimientos, termina su proceso de mielinización hacia los 17 años. Hasta esa edad, el área frontopolar de los chimpancés todavía puede enriquecerse con nuevos estímulos.

En lo que concierne a los seres humanos, Miller y sus colaboradores han observado un retraso considerable del proceso de mielinización en todas las áreas del neocórtex cerebral, que finaliza cerca de los 30 años, una edad que puede resultar sorprendente para algunos lectores. Como sucede en los chimpancés, el mayor retraso se produce en el área frontopolar, en la que la poda de sinapsis utilizadas durante el primer tercio de la vida se retrasa de manera espectacular y única entre los primates. Por otro lado, James K. Rilling ha demostrado mediante el estudio de imágenes obtenidas por resonancia magnética que nuestras áreas cerebrales asociativas, como la propia área prefrontal, tienen una menor densidad de mielina que las áreas motoras y sensoriales. Mientras que estas últimas alcanzan su plena madurez, las áreas asociativas del neocórtex de nuestro cerebro permanecen con cierta capacidad de adaptación durante muchos años. En otras palabras, los humanos actuales disponemos de una alta capacidad conceptual y de abstracción durante la mayor parte de nuestra vida con respecto a otros primates, como los chimpancés o los macacos. Sin embargo, como han demostrado otros investigadores, el coste energético de los cambios experimentados por *Homo sapiens* no es despreciable. Nuestra plasticidad cerebral, basada en una menor densidad de mielina en ciertas regiones y en la posibilidad de formación de sinapsis durante la vida adulta, implica un gasto energético muy superior al de otros primates. Además, el retraso en la madurez cerebral puede suponer la aparición de enfermedades como la esquizofrenia, o producir el peligro físico que supone la inmadurez de los adolescentes durante un largo período de tiempo. Es el precio que tenemos que pagar por haber conseguido capacidades cognitivas únicas entre los primates vivos. La pregunta obvia es si los neandertales u otras especies próximas a la nuestra tuvieron un desarrollo similar o si somos especiales en ese aspecto. La respuesta no puede obtenerse de los fósiles, pero sí de la completa secuenciación del genoma de los neandertales (un proceso que está en curso) y de la identificación de los genes responsables de su desarrollo cerebral.

En párrafos anteriores hablamos del cerebelo y su relación con el proceso de globularización del cerebro. James Rilling ha utilizado la técnica de obtención de imágenes mediante resonancia magnética nuclear, que permite cuantificar volúmenes de las diferentes partes cerebrales. El

cerebelo de nuestra especie tiene, como ocurre con el cerebro, un tamaño superior al esperado para un primate de nuestro tamaño corporal en relación a otras especies, como los macacos, los monos capuchinos, los babuinos o los chimpancés. De hecho, el cerebelo ocupa el segundo puesto en el ranking de las partes cerebrales que más han aumentado con respecto a nuestro tamaño corporal, por detrás del neocórtex cerebral. El cerebelo se ha considerado de manera tradicional como una parte del cerebro implicada en funciones motoras. Sin embargo, las investigaciones anatómicas y neurofisiológicas más recientes sobre el cerebelo muestran su papel en la cognición. Según algunos investigadores, el cerebelo podría estar relacionado con la velocidad de otras funciones del neocórtex. La conexión entre el cerebelo y el neocórtex permitiría una mayor velocidad y posibilidades tanto en las funciones motoras como en las capacidades cognitivas. A nadie puede extrañar, por tanto, que haya existido una covariación en el incremento de tamaño relativo del neocórtex y del cerebelo a lo largo de la evolución, que actuarían a la par como un sistema coordinado.

Por descontado, el lóbulo frontal del neocórtex tiene mucho que ver con el gran desarrollo de ciertas capacidades cognitivas en nuestra especie. Esta región tiene tres elementos fundamentales: el córtex prefrontal dorsolateral, que representa la región más anterior del cerebro, el córtex orbital prefrontal, que sólo podría verse desde la parte inferior del cerebro, y el córtex prefrontal medial, que podríamos observar cortando sagitalmente el cerebro. En *Homo sapiens* estas regiones cerebrales han aumentado su tamaño en mayor medida que las demás, cuando comparamos su tamaño con la de otros primates. El córtex prefrontal dorsolateral es básico en algo tan fundamental como la anticipación, la planificación y la toma de decisiones, que podría ser una forma de definir la inteligencia. Los seres humanos acumulamos (consciente e inconscientemente) una enorme cantidad de información sobre hechos ocurridos a lo largo de nuestra vida, de manera que podemos anticiparnos a las circunstancias y solucionar problemas sobrevenidos mediante el uso adecuado de esa información. El córtex orbital prefrontal tiene un papel determinante como mediador entre las emociones y los pensamientos. Por último, el córtex prefrontal dorsolateral se ha relacionado en parte con la llamada «teoría de la mente», o la capacidad de representación de los estados mentales propios y los de los demás, lo que nos lleva a atrevernos a pensar lo que otros creen, desean o piensan.

Cuando debatimos sobre nuestra capacidad intelectual es fundamental tener en cuenta el importante papel del cíngulo anterior, que se sitúa en el córtex prefrontal medial y que representa un intermediario entre las emociones y vivencias y las soluciones aportadas en cada momento de la vida. El cíngulo anterior se caracteriza por la presencia de células nerviosas en huso, un tipo muy especial que compartimos con los simios antropoideos y las ballenas. Este tipo de células parece haber derivado de las células piramidales de la capa V del córtex cerebral y sirven de nexo de unión entre nuestros sentimientos y nuestros pensamientos más objetivos y racionales. El cíngulo anterior está implicado en funciones básicas, como la presión arterial, el funcionamiento correcto de la digestión y la tasa cardíaca. Además, el cíngulo anterior también participa activamente en la regulación de procesos cognitivos de cierta complejidad, relacionados con la evaluación entre los problemas que nos impone el medio ambiente y la solución que adoptamos en cada caso. En este proceso es fundamental la *amígdala*, quizá el elemento más importante del sistema límbico, para recibir las emociones que nos llegan cada día y que confrontamos con el córtex prefrontal. Todo ello puede explicar la razón por la que las emociones experimentadas nos puedan jugar una mala pasada durante la digestión o nos eleven puntualmente la presión arterial. Muchos de nuestros presuntos problemas de salud dejan de existir, como por arte de magia, al distanciarnos por un momento del fuerte estrés del mundo civilizado y de sus consecuentes problemas emocionales.

¿Somos diferentes gracias al lenguaje?

Este capítulo podría dedicar muchas líneas a repasar las funciones cerebrales y tratar de encontrar las diferencias entre *Homo sapiens* y las especies que nos han precedido, con el objetivo de encontrar la respuesta a la gran pregunta: ¿por qué actualmente somos la única especie humana del planeta?, ¿qué sucedió con las demás especies del género *Homo*?, ¿qué diferencia cualitativa nos ha permitido ser los últimos de la genealogía humana? Quizá esta última pregunta es clave, porque la mayoría de los especialistas están de acuerdo en que la mayor parte de las diferencias entre *Homo*

sapiens y nuestros antepasados no son cualitativas, sino cuantitativas. En otras palabras, es muy posible que nuestra especie haya pasado ciertos umbrales cognitivos, basados en sus correspondientes bases genéticas y anatómicas. Y todo ello sin hacer demasiado ruido. Un ejemplo de nuestras habilidades cognitivas que no puede faltar en este capítulo es el lenguaje. Sería imperdonable que no hiciéramos una breve mención de esta capacidad, para muchos fundamental y quizá la más importante para explicarlo casi todo.

Durante años, los paleoantropólogos expertos en el tema del lenguaje han buscado la piedra filosofal que pudiera dar cuenta de las capacidades lingüísticas de las especies de la genealogía humana. Desde el punto de vista anatómico sobre los órganos que permiten emitir sonidos complejos, la clave podía estar tanto en la posición de la laringe como en la flexión de la base del cráneo. Puesto que una posición baja de la laringe parece estar relacionada con este último rasgo, se trata de reconstruir la morfología del tramo superior del tracto respiratorio a partir de los restos craneales fósiles y obtener el ángulo de flexión de la base del cráneo. Phillip Lieberman, Jeffrey Laitman e Ignacio Martínez, por citar a tres de los mejores expertos en estos temas, han investigado la morfología del cráneo de varias especies del género *Homo*, sin obtener un claro consenso en sus observaciones. Para los dos primeros investigadores, la especie *Homo habilis* tenía una laringe en posición elevada, como sucede en los simios antropoideos y en nuestros niños y niñas menores de dos años. En consecuencia, ni *Homo habilis* ni por supuesto los homínidos anteriores (por ejemplo, los australopitecos y los parántropos) tendrían capacidad para el habla. Para Lieberman y Laitman, tendríamos que llegar hasta el Pleistoceno Medio para encontrarnos fósiles con flexiones de la base del cráneo adecuadas para emitir los sonidos que caracterizan el lenguaje. Estos investigadores piensan que ni tan siquiera los neandertales tendrían las mismas capacidades que nosotros para emitir un lenguaje razonablemente articulado. Ignacio Martínez no opina lo mismo, puesto que sus reconstrucciones de cráneos de *Homo habilis* (OH 24) y *Homo ergaster* (KNM ER 3733) encuentran valores en el ángulo de la flexión de la base del cráneo significativamente más elevados que en los australopitecos o en los simios antropoideos. Los neandertales y sus ancestros europeos también presentan valores elevados de este ángulo y, según Martínez, debemos dar un voto de confianza a todos estos humanos en sus posibilidades para desarrollar una cierta capacidad para el lenguaje.

La forma del hueso hioides de los neandertales, como el hallado en el esqueleto del yacimiento de Kebara (Israel), apoya también la hipótesis de que estos humanos tuvieran una notable capacidad para el lenguaje. Este hueso impar tiene relación con la inserción de la musculatura que mueve la lengua y su posición está relacionada con la de la propia laringe. En cualquier caso, los fósiles no pueden aportar toda la información que necesitamos para llegar a una conclusión firme sobre la capacidad para hablar de los homínidos y, en consecuencia, para decidir si el lenguaje representa la diferencia fundamental entre *Homo sapiens* y las demás especies del género *Homo*. En este debate, la genética también ha aportado datos muy relevantes. Desde finales del siglo pasado se sabe que el gen *FoxP2* está implicado en el lenguaje humano, y se expresa en el córtex y otras zonas del cerebro durante la embriogénesis. No es un gen específico de nuestro linaje. Por ejemplo este gen se ha estudiado mucho en aves. Lo que resulta interesante es que mediante secuenciación de DNA se ha podido determinar que los neandertales poseían la misma variante de este gen que los *sapiens* actuales. Por este motivo, cabe pensar que los neandertales probablemente tenían capacidad para desarrollar un lenguaje, lo que no implica que la utilizaran. En cualquier caso, no podemos revivir a nuestros ancestros para pedirles que se expresen y comprobar sus habilidades lingüísticas. Es evidente que, como en todas las especies animales y vegetales, los homínidos tuvieron una cierta capacidad para comunicarse. Es más, el hecho de que seamos primates sociales habla en favor de una comunicación de cierta complejidad. Ahora bien, una cosa es estudiar el órgano que es capaz de emitir sonidos (o un gen implicado en el proceso) y otra muy distinta conocer el lugar donde se dan las órdenes para ejecutar esos sonidos. Un violín perfectamente afinado no sirve de nada sin el músico virtuoso que ejecuta las melodías. En lo que concierne al lenguaje, el músico reside en nuestra mente.

Desde hace tiempo, todos los expertos saben que en el neocórtex existen dos regiones bien definidas relacionadas con el lenguaje. El área de Broca se localiza en la parte posterior del hemisferio izquierdo (tercera circunvolución frontal), próximo a zonas relacionadas con actividades motoras. El papel del área de Broca está relacionado con la acción de hablar y construir las frases con las que nos expresamos. El área de Wernicke se localiza en la parte posterior del hemisferio izquierdo (circunvolución temporal), en una región asociativa del neocórtex próxima a regiones con

capacidad para la audición. El papel del área de Wernicke se relaciona con nuestra capacidad para escuchar y comprender (decodificar) lo que se nos dice. Es obvio que la posibilidad de hablar y comprender a la perfección más de un idioma reside en la posibilidad de que la enseñanza se produzca a temprana edad, cuando el neocórtex no ha llegado a su madurez.

Si bien todos los expertos reconocen el papel de las áreas de Broca y Wernicke, ahora se sabe que en realidad nuestra capacidad para el lenguaje reside en todo el cerebro. Esta hipótesis tiene su explicación en la complejidad de las diferentes lenguas que hablamos los humanos actuales. Se podría decir que el lenguaje tiene diferentes niveles de dificultad. Los chimpancés, que también poseen sus correspondientes áreas de Broca y Wernicke, son capaces de aprender un cierto repertorio de palabras «humanas», que no pueden pronunciar, pero que entienden a la perfección. Los chimpancés pueden aprender el lenguaje de los sordomudos, y entender no sólo unas 150 palabras, sino las combinaciones de varias de ellas; es decir, comprenden frases más o menos complicadas. Si los chimpancés pueden comunicarse con nosotros a través de un lenguaje humano, ¿qué podríamos decir de las demás especies del género *Homo*? Quizá la respuesta esté en aceptar que en cada paso de la evolución de nuestra genealogía hemos ido subiendo peldaños de una larga escalera, que ha conducido por el momento al máximo nivel posible de expresión y comprensión del lenguaje. Si un *Homo habilis* tenía necesidad de utilizar, por ejemplo, 500 palabras diferentes para nombrar todo lo que necesitaba nombrar a su alrededor, cada uno de nosotros podemos tener un diccionario mental con 5.000, 10.000 o quizá 50.000 palabras para nombrar no sólo lo que hay en nuestro entorno, sino también lo que no vemos e imaginamos. La capacidad para el simbolismo parece exclusiva de *Homo sapiens* y su desarrollo podría estar relativamente próximo a nuestros días. Los símbolos expresan ideas sencillas o muy complejas. Es más, si caminamos por una ciudad nuestra mente se dedicará de manera continua a identificar símbolos, decodificarlos y proceder en consecuencia: semáforos, señales de tráfico, indicadores de establecimientos diversos, banderas, siglas de partidos políticos o de equipos deportivos, etc. Incluso, clasificaremos a las personas con las que coincidamos por su aspecto y vestimenta. Apenas habremos cruzado palabra con algún otro viandante, pero en nuestra mente se habrá producido un lenguaje interno formado por cientos, si no miles, de pensamientos relacionados con el trayecto que hemos recorrido.

Aun sin tener posibilidad alguna de contrastarlo empíricamente, casi ningún paleoantropólogo niega la posibilidad de que las especies del género *Homo* hayan tenido lenguajes rudimentarios, con capacidad para la comunicación más allá de los sonidos que pueden emitir los simios antropoideos en su medio. Al fin y al cabo, nuestra vida se desarrolló en espacios abiertos, en los que gritar sirve de poco. El debate está en atribuir a nuestra especie un salto cualitativo de enorme importancia. Las reglas gramaticales, incluyendo la flexión de los verbos, la jerarquización de las frases, la recursividad, etc., serían exclusivas de *Homo sapiens*. Como no podemos traer al presente a un individuo de la especie *Homo erectus* nos quedaremos con la miel en los labios: no podremos intentar conversar con él. Sin embargo, podemos afirmar que la enorme complejidad de las palabras que utilizamos precisa del concurso de toda la corteza cerebral. Las áreas de Broca y Wernicke ya no bastan, porque las palabras pueden tener significados implícitos de movimiento, sonido, gusto, placer, miedo, dolor, etc., o referirse a conceptos abstractos e intangibles, como el amor, el futuro o la libertad.

Humanos del presente y del futuro: genes y socialización

La historia evolutiva de *Homo sapiens* es todavía muy breve. Sin embargo, en pocos milenios hemos alcanzado cotas increíbles de desarrollo. No damos crédito a los avances tecnológicos producidos, que somos incapaces de asimilar en el día a día. ¿Qué está sucediendo con nuestra especie?, ¿qué tenemos de peculiar?, ¿por qué estamos logrando desarrollos científico-técnicos (algunos de ellos, comentados en este libro) tan impresionantes en unos pocos decenios? ¿Quizá este éxito evolutivo ha tenido que ver con la complejidad del lenguaje? Ciertamente, el lenguaje es una herramienta biológica y cultural muy poderosa, pero no puede ser la única. Si nos fijamos en el cerebro de los humanos, podemos pensar en las sutiles diferencias de forma que explicamos en el capítulo anterior. Esas diferencias no parecen demasiado significativas ni concluyentes. El tamaño del cerebro tampoco parece una respuesta adecuada. La única distinción anatómica con nuestros abuelos de finales del Pleistoceno Medio es el tamaño relativo del cerebelo, que posiblemente aumentó su volumen en los últimos 60.000 años. A grandes rasgos, podemos descartar diferencias sustanciales entre el cerebro de los primeros miembros de *Homo sapiens* y nosotros mismos. Por otro lado, la única vía que tenemos para acceder a la mente de los primeros *sapiens* es el registro arqueológico, que nos habla de capacidades cognitivas y de comportamiento. Pero los datos son insuficientes. En cualquier caso, hace 150.000 años éramos cazadores y recolectores. Como veremos enseguida, la domesticación de los animales y la agricultura han llegado hace unos pocos milenios. La exploración espacial es un logro del siglo xx y está en sus comienzos. No tardaremos en visitar otros planetas. El primer viaje a la Luna pronto será un acontecimiento trivial, a pesar de que muchos lo vivimos en directo siendo aún muy jóvenes. El modelo encaja con un progreso exponencial de la tecnología y suscita muchas preguntas.

¿Dónde reside la diferencia entre nuestros antepasados africanos de hace 200.000 años y los actuales habitantes del planeta? Para varios investigadores, esa diferencia radica en mutaciones de unos pocos genes reguladores. Esos genes habrían tenido una selección positiva y se habrían extendido muy rápidamente en las poblaciones humanas. A la postre, tales mutaciones habrían sido las responsables de nuestro enorme progreso tecnológico, sin olvidar por supuesto la socialización del arte ancestral del Paleolítico. Ya sabemos que los genes reguladores explican la puesta en marcha y el desarrollo de programas genéticos más o menos complejos. Estos programas están jerarquizados y funcionan como una cascada de acontecimientos bioquímicos. Ciertas proteínas (entre ellas los factores de transcripción) codificadas por sus genes correspondientes regulan la expresión de otros genes reguladores, que a su vez regulan la expresión de nuevos genes, hasta que el programa se ha completado. En otras palabras, con una única mutación génica podemos alcanzar resultados espectaculares y llegar a fenotipos completamente distintos, dependiendo del cambio operado en el gen regulador. Las diferencias genéticas cuantitativas entre los chimpancés y nuestra especie son ciertamente pequeñas. Apenas superan el 1,5 % del genoma. Sin embargo, la función de cada uno de los genes que nos separan de ellos puede tener consecuencias cualitativas de gran envergadura. No tenemos más que recordar lo que comentamos en el primer capítulo sobre la adquisición de la postura erguida y la locomoción bípeda.

Entre los genes identificados hasta el momento como posibles responsables del tamaño cerebral destacan el gen *ASPM* y el gen *MCPH1*, que actuarían sobre la capacidad de proliferación de las células inmaduras precursoras de las células nerviosas (neuronas y células gliales). Estos genes reguladores parecen haber tenido (y siguen teniendo) una fuerte presión selectiva hacia el incremento de las variantes más frecuentes en la población mundial. Para autores como Bruce T. Lahn, esta presión selectiva y la fijación de ciertos haplotipos en momentos relativamente recientes de la evolución de *Homo sapiens* estarían sin duda relacionadas con el surgimiento de avances

culturales de gran calado, como la domesticación de los animales y la agricultura. Otros genes, como el *NRCAM*, intervienen en la regulación de las conexiones entre las neuronas y tendrían, por tanto, un papel crucial en la complejidad cerebral. Beatriz Cubelos y su equipo han identificado dos genes homeobox, *Cux1* y *Cux2*, que actúan en la conexión de las dendritas de las capas II y III del córtex cerebral. Recordemos en primer lugar que los genes homeobox representan secuencias de DNA que forman parte de los genes implicados en la regulación del desarrollo, produciendo factores de transcripción activadores de genes reguladores. Así, *Cux1* y *Cux2* regulan la expresión de los genes *Xlr3b* y *Xlr4b*, que promocionan el número de conexiones entre las dendritas. Es posible que la selección natural haya actuado sobre ciertas variantes de éstos y otros genes, que nos han procurado un cerebro más eficaz en sus funciones cognitivas, como la memoria operativa y la autoconciencia. Los proyectos científicos que exploran nuestra mente nos darán muchas respuestas (y sorpresas) en estos próximos años. El futuro de estos proyectos es francamente excitante y muy prometedor.

Sin duda no somos exactamente iguales a los primeros representantes de *Homo sapiens* del Pleistoceno Medio. Salvo excepciones bien conocidas, como la del celacanto (*Latimeria chalumnae*), que ha permanecido inalterado viviendo en aguas abisales desde hace casi 400 Ma, las especies no son estáticas. Como hemos comentado a lo largo de las dos últimas secciones de este libro, las especies continentales están expuestas a cambios continuos del medio. Nuestra especie apenas lleva viviendo en el planeta unos 200.000 años, pero hemos estado expuestos a todos los medios permitidos por nuestro metabolismo y nuestra bioquímica, incluidas las alturas elevadas, las áreas desérticas, el frío glacial o los tórridos calores tropicales. Además, la cultura ha actuado como un potente factor ambiental, que (para bien o para mal) nosotros mismos generamos. No puede extrañar, por tanto, que nuestro genoma esté fijando variantes adecuadas a nuestra peculiar forma de vida. El cerebro es el órgano donde reside la mente y la selección natural ha potenciado las variantes que nos han ayudado a mejorar nuestra relación con un medio siempre hostil.

Ahora bien, podemos preguntarnos si lo que denominamos de manera genérica *inteligencia* está relacionado únicamente con mutaciones específicas en nuestro genoma. Es evidente que tenemos una gran memoria operativa, que nos permite comunicarnos con un lenguaje complejo. Tenemos una teoría de la mente muy desarrollada y practicamos diferentes habilidades artísticas. Nos preguntamos por nuestro origen y por el origen de las bacterias o de las estrellas. Pero si cualquiera de nosotros, que nos consideramos tan sobradamente inteligentes, quedáramos en la más completa soledad en un medio rural (y no digamos en medio del bosque, del que provenimos) a merced de nuestras habilidades para sobrevivir, probablemente seríamos incapaces de conseguir alimento. Si el lugar en cuestión se encuentra en el hemisferio norte y nuestro aislamiento sucede en otoño o en invierno, probablemente pereceríamos de frío en muy poco tiempo. Entonces nos surgen muchas preguntas: ¿dónde quedan por tanto nuestras grandes ventajas evolutivas con respecto a un neandertal o a un *Homo erectus*?, ¿de qué nos servirían los cambios genéticos supuestamente fijados en nuestro genoma?, ¿quién se podría comunicar con nosotros en este caso hipotético?, ¿de qué nos serviría saber interpretar una partitura de Mozart o escribir un bello poema?, ¿podríamos preparar un plato de alta cocina o aplicar conocimientos de ingeniería? Todos sabemos que esos conocimientos serían inútiles en tales condiciones. Quizá sobrevivieran los individuos entrenados para ello, pero no sucedería lo mismo con la inmensa mayoría de nosotros. Nuestra evolución ha seguido su propio camino hacia una *socialización* muy desarrollada. Siempre hemos sido primates sociales, pero ahora lo somos en grado extremo. Dependemos los unos de los otros, porque hemos construido un mundo a la medida de las necesidades de una sociedad cada vez más compleja y formada por grupos o «profesiones» altamente especializadas. Estamos adaptados a un medio social muy exigente. Nuestra especie ha dado un salto gigantesco hacia la complejidad social: en ello reside nuestro éxito, pero también el mayor peligro que nos acecha.

Las sociedades «primitivas» que aún quedan en la Tierra han avanzado hasta un modo de vida que encaja en la cultura que denominamos «el Neolítico». Esta cultura surgió en varios puntos del planeta hace entre 10.000 y 5.000 años, en los inicios del período Holoceno. Varias poblaciones desarrollaron una nueva forma de obtener recursos para su subsistencia, mediante la domesticación de animales salvajes y el cultivo sistemático de plantas comestibles. Este cambio económico sustituyó en gran medida a la caza y la recolección de productos silvestres. Finalmente, la «revolución neolítica» se extendió como una mancha de aceite y cambió la forma de vida de la inmensa mayoría de los habitantes del planeta. El Neolítico apareció en el suroeste, sudeste y norte

de Asia, en el Sáhara y en el cinturón del Sahel, en Nueva Guinea, en regiones de América Central y en regiones andinas de América del Sur. La revolución neolítica trajo consigo un crecimiento demográfico muy significativo, sin duda influido más por el incremento de la natalidad que por el descenso de la mortalidad. Ese crecimiento demográfico supuso movimientos de población hacia la conquista de nuevos territorios, necesarios para alimentar a una población que poco a poco comenzó a crecer de manera exponencial. Todo ello en detrimento de los cazadores y recolectores, que buscaban su alimento por los territorios conquistados. La revolución neolítica llevó consigo la construcción de viviendas y la de los primeros pueblos, introdujo la producción de cerámica, necesaria para conservar los excedentes de las cosechas, la piedra pulimentada y un rico repertorio de nuevos útiles relacionados con la recolección de las plantas cultivadas y la guarda de los animales domesticados. El Neolítico ha sido clave en la distribución actual de las diferentes lenguas y sus variantes, así como en la fijación de determinadas mutaciones genéticas en las poblaciones humanas.

En lo que concierne a los europeos, es importante señalar la región conocida como «Creciente Fértil», localizada en el suroeste de Asia. Aquí surgió uno de los centros más influyentes del Neolítico. Esta zona geográfica tiene forma de media luna y comprende desde el extremo del golfo Pérsico hasta el extremo sur del Corredor Levantino, pasando por el norte del actual estado de Siria. Debido a su posición geográfica estratégica, la influencia de esta región se dejó notar en Europa, Irán, el norte de la India y el norte de África. El cultivo de cereales y la domesticación de cabras y ovejas llegaron pronto a todas estas regiones. Además, la influencia de la revolución neolítica del Creciente Fértil se notó en la difusión de tres familias lingüísticas: indoeuropeas, afroasiáticas y dravídicas, de las que derivan un gran parte de los idiomas que conocemos hoy en día, desde el extremo más occidental de Europa hasta la India, incluyendo el norte de África y la península de Arabia. A pesar de este continuo progreso, no está de más comentar que, actualmente, los pueblos del tercer mundo sobreviven en peores condiciones que los grupos humanos del Neolítico. Además, aquellas poblaciones que han sufrido o sufren guerras pueden regresar a formas de vida similares a las del Neolítico con preocupante facilidad. De hecho, salvando algunos matices, una buena parte de la población española de los años 1940-1960 vivió en condiciones muy similares a las de los pueblos neolíticos de hace 7.000 años. No estamos, por tanto, tan lejos de nuestro pasado.

Entre las poblaciones actuales que todavía no han alcanzado su revolución neolítica contamos con los pigmeos de la región del Congo, en África Ecuatorial, los Hadza de Tanzania o los Ache de Paraguay. Todos ellos viven de la caza y la recolección, aunque ya se han contaminado del progreso de lo que llamamos «la civilización». El genoma de los componentes de todos estos pueblos es como el de los demás humanos del planeta y, sin embargo, no han alcanzado el grado de complejidad cultural que caracteriza a las civilizaciones más avanzadas. Así que tiene que haber *algo más* que mutaciones genéticas para que nuestra especie haya llegado a cotas tecnológicas impensables hace tan sólo un par de cientos de años. Es evidente que la inmensa mayoría de nuestros avances tecnológicos han sido potenciados por la gran sociabilidad de *Homo sapiens*, que ha crecido exponencialmente durante los últimos años gracias a los avances en microelectrónica y telecomunicaciones. La suma de muchas mentes y la especialización han sido claves en el progreso tecnológico. Como se explicaba en un párrafo anterior, los seres humanos somos en la actualidad totalmente interdependientes. Cada uno de nosotros desarrolla un rol complementario con el de los demás miembros de la sociedad. Formamos así una verdadera *red social*, dentro y fuera de internet, en la que nuestras neuronas forman un «cerebro colectivo», que sustituye a la individualidad. Es muy posible que en las sociedades primitivas hubiese individuos con una alta capacidad creativa. Sin embargo, las innovaciones protagonizadas por estos individuos desaparecían en muy poco tiempo sin llegar más allá de, como mucho, unos cuantos cientos de kilómetros. Además, la escasa longevidad impedía que la inmensa mayoría de los individuos alcanzasen esa edad en la que atesoramos la experiencia que legamos a las siguientes generaciones. Si la complejidad del lenguaje está relacionada con la mutación de algún gen regulador, es obvio que esa mutación sólo habría sido el catalizador de una mayor capacidad para la comunicación, la suma de soluciones y la aparición de ideas emergentes (innovaciones). Además, los humanos actuales nos apoyamos desde hace relativamente poco tiempo en los pensamientos, reflexiones y hechos que dejaron escritos otros humanos que nos precedieron. El primer deber de un científico, por ejemplo, consiste en beber de las fuentes escritas, de las reflexiones y los resultados anteriores. Esas fuentes, sumadas a sus propias observaciones, serán el punto de partida de sus investigaciones y determinarán un

posible avance del conocimiento.

En resumen, a las posibles mutaciones que han terminado fijándose por selección positiva en el genoma de las actuales poblaciones del planeta hemos de añadir la conexión virtual entre los centenares o miles de individuos que formamos cada población, y la que globalmente forman todas las poblaciones del planeta. No es necesario que nuestras neuronas entren en contacto directo para desarrollar ese cerebro colectivo. Todos conocemos que la tecnología ya ha prescindido de la conectividad física para transmitir información. Los seres humanos hicimos lo mismo hace relativamente poco tiempo y estamos dando un paso trascendental hacia el futuro, quizá de una nueva especie.

Epílogo

Orígenes, puntos de inflexión, emergencia de nuevas propiedades. Y, a partir de ellos, procesos de evolución física, química, biológica, cultural. Ésos son los ingredientes que nos han llevado hasta aquí. En los 13.800 millones de años recorridos, los autores de este libro hemos intentado mostrar el estado actual del conocimiento científico que converge en la investigación sobre el origen del Universo, de la vida y de los humanos. En ocasiones lo hemos hecho repasando la trayectoria histórica que ha permitido a nuestra especie avanzar racionalmente durante los últimos dos milenios y medio, y especialmente en los últimos cuatro siglos. Como resultado, a lo largo de estas páginas hemos compartido con los lectores algunas respuestas pero, sobre todo, muchas dudas e incertidumbres. La ciencia y la filosofía nos enseñan a dudar: sólo las pseudociencias y las creencias irracionales se permiten no hacerlo. Por tanto, si hemos logrado que en las mentes críticas que nos han acompañado haya ahora más preguntas —pero, a la vez, más precisas— que cuando comenzaron a bucear en este libro, habremos cumplido nuestro propósito.

En la primera sección de la obra hemos mirado al cielo para intentar acercarnos al primero de los orígenes. La cosmología, que busca explicar la procedencia del Universo, durante milenios formó parte del corpus de la filosofía. Sólo en el siglo xx esta disciplina se apoyó en la astronomía para convertirse en una rama de la física, que nos ofrece pistas basadas en observaciones realizadas con instrumentos cada vez más complejos. Para muchos físicos que trabajan en disciplinas con una base teórica mejor definida, los cosmólogos son casi como niños que juegan con sus telescopios, barajando ideas revolucionarias, adoptándolas y abandonándolas a un ritmo vertiginoso con cada nuevo descubrimiento. El físico ruso Lev Davidovich Landau dijo de ellos, con evidente mordacidad: «Los cosmólogos yerran a menudo, pero jamás dudan».

A pesar de ello, el panorama que poco a poco va tomando cuerpo es cada vez más sólido. El Universo tuvo un origen en el pasado más remoto, cuando toda la materia, la energía, e incluso el espacio y el tiempo aparecieron de la nada en el Big Bang. Quizás fue una fluctuación cuántica en el vacío la que lo originó, en cuyo caso la respuesta a la clásica pregunta «¿quiénes somos?» no podría ser más abrumadora: somos una oscilación apenas perceptible de la ausencia. Tal vez ni siquiera esa fluctuación haya sido la única, si atendemos a la posibilidad de que nuestro universo —esta vez con minúscula— sea sólo uno dentro de un Multiverso de infinitas posibilidades.

No obstante, esa insignificante fluctuación del vacío creció, posiblemente a través de un proceso de inflación cósmica acelerada, para dar lugar a todo el Cosmos que hoy observamos: no sólo a la materia que vemos a nuestro alrededor, sino también a todos los objetos que los astrónomos detectan con sus instrumentos hasta en los confines del Universo. Pero ya Shakespeare nos advirtió de que «hay más cosas en el cielo y en la Tierra, Horacio, de las que pueda soñar tu filosofía»: partículas elusivas como los neutrinos, radiaciones apenas perceptibles que nos llegan desde el otro extremo del tiempo, e incluso entes de naturaleza desconocida a los que, en la cúspide de nuestra creatividad, hemos llamado materia y energía *oscuras*. No sabemos qué son, apenas conocemos cómo se comportan, pero representan el 95 % del contenido del Cosmos. Por tanto, se impone la humildad: casi toda la física, y la totalidad de la química y la biología, se preocupan solamente del 5 % de la materia y energía que creemos que podemos entender. Quién sabe hasta qué punto ese inmenso déficit se reflejará en la ciencia cuando nuestro conocimiento avance lo suficiente, o si por el contrario acabaremos considerando la materia y la energía oscuras con la misma displicencia con la que un astrónomo moderno mira hacia los epiciclos de Ptolomeo.

De alguna manera, a través de sucesivos orígenes, el Universo ha desarrollado partes de sí mismo que han sido capaces de observarse y contemplar lo que les rodea. Los primeros minutos del Universo dejaron como legado un mar de átomos simples, totalmente inapropiado para el progreso. Las primeras estrellas, masivas, aisladas y huérfanas de compañeros, formaron nuevos elementos que enriquecieron el Cosmos y lo llenaron de posibilidades. Los soles de las siguientes generaciones se vieron rodeados de planetas y cuerpos menores que a su vez contenían todos los ingredientes

moleculares que hoy entendemos como básicos para la aparición de la vida y su evolución. Niels Bohr dijo que «un físico es la forma que un átomo tiene de observarse a sí mismo». A partir de las ideas mostradas en esta obra podríamos suponer algo análogo de un bioquímico o de un paleoantropólogo con respecto a la vida y a la humanidad.

La materia ha encontrado formas de auto-organizarse muy diversas, en múltiples sistemas estudiados por la física y la química cuyas dimensiones van desde el Universo a gran escala hasta más allá del nanomundo. Pero la auto-organización también es frecuente en el ámbito de la biología, formando agregados moleculares, membranas, colonias de microorganismos, sociedades o ecosistemas. Las transiciones y saltos hacia niveles de complejidad creciente son típicos de sistemas formados por muchos elementos en interacción, y como resultado pueden emerger propiedades nuevas, que no eran predecibles a partir del análisis de los componentes de partida. Un buen ejemplo es el origen —o los orígenes— de la vida, ese hecho histórico producido en el pasado de nuestro planeta del que desconocemos casi todos los detalles y que, por tanto, nunca podremos repetir en los laboratorios tal cual ocurrió. Sin embargo, la universalidad de las leyes físicas y químicas, lo que intuimos sobre las condiciones de la Tierra primitiva, así como la comparación de los metabolismos y de los genomas de los seres vivos actuales, han permitido deducir algunas etapas fundamentales en esa transición producida entre los sistemas inanimados y los vivos. Desde sus orígenes, las entidades moleculares que lograron combinar exitosamente un compartimento, el metabolismo y la replicación de una molécula informativa, han ido evolucionando gracias al constante diálogo entre la generación de diversidad y la selección de los individuos y especies mejor adaptados en cada momento. La evolución es el motor de la vida, y las ideas de Charles R. Darwin, complementadas por todo el conocimiento molecular acumulado durante el último siglo, son plenamente vigentes.

Diferentes formas de vida celular, junto con los virus que las parasitan, han sido capaces de adaptarse incluso a las condiciones *extremas* —un adjetivo surgido de la arrogancia que supone considerarnos como los *normales*— presentes en muchos ambientes de nuestro planeta. Esta gran capacidad de co-evolución y adaptación ha permitido que, pese a los múltiples eventos de extinción masiva que probablemente se habrán producido, una vez desarrollada y diversificada *la vida* en su conjunto nunca ha desaparecido. Reflexionar sobre ello mientras observamos el cielo estrellado nos sugeriría que, si alguna forma de vida —relacionada o no con la que lleva 3.500 Ma triunfando en la Tierra— se hubiera originado en algún otro planeta o satélite de los miles de millones que probablemente haya en el Universo... sus herederos seguirán viviendo allí. Si en esa hipotética noche de observación pudieran estar a nuestro lado científicos como Jacques L. Monod y Christian de Duve, la discusión se enriquecería con todos los matices del azar y de la necesidad, planteándonos si la vida es un mero accidente o un auténtico imperativo cósmico. Así, nos moveríamos entre una biología imposible fuera de la Tierra y un Universo repleto de seres vivos allá donde apuntemos nuestros telescopios o enviemos nuestros robots de exploración. Miraríamos al cielo y dudaríamos. Quizá Carl Sagan —otro compañero ideal para esa noche memorable— añadiría su conocida reflexión: «A veces creo que hay vida en otros planetas y a veces pienso que no. En cualquiera de los dos casos, la conclusión es asombrosa».

Volviendo a poner los pies en la Tierra, el estudio de la biosfera que nos rodea y el análisis de las características moleculares de los seres vivos muestran que el camino evolutivo del que deriva toda la biodiversidad no ha tenido ninguna *finalidad* ni ha respondido a *diseño* alguno. De hecho, durante la evolución producida simultáneamente en los diferentes linajes celulares, además de una herencia vertical transmitida de padres a hijos, se ha producido una constante transferencia horizontal de genes —mediada por virus u otros elementos genéticos móviles—, cuyas consecuencias son siempre imprevisibles pero han resultado fundamentales a escala global. Con ello, los árboles evolutivos se convierten en arbustos o enredaderas, y el estudio de la vida se hace más complicado aunque a la vez más sugerente. La combinación sucesiva de algunas de las ramas de ese arbusto produjo un salto de complejidad que acabó originando las células eucarióticas. Éste es un buen ejemplo del papel del azar o la contingencia en biología, ya que los aumentos de complejidad producidos durante la evolución no son necesarios sino, simplemente, posibles. Así, el origen de los eucariotas podría no haber sucedido jamás, dejando un planeta habitado por bacterias y arqueas, tal como había estado desde que LUCA comenzó a diversificarse. De tal forma, en un Universo con *sólo dos* orígenes, este libro nunca habría llegado a escribirse. Por ese mismo motivo, buscar algún tipo de vida microbiana —similar o no a la que conocemos— fuera de la Tierra tiene

sentido, mientras que esperar encontrar algo parecido a eucariotas es mucho menos probable, y soñar con el hallazgo de otra *vida inteligente* —que además, curiosamente, esté interesada en comunicarse con nosotros— quizá resulta más propio de la ficción que de la ciencia.

Pero en el gran casino de este planeta tuvimos mucha suerte, y no sólo aparecieron los eucariotas sino que, dentro de ellos, surgieron en varias ocasiones los organismos pluricelulares. No obstante, el precio que hemos pagado por la adquisición evolutiva que supuso la pluricelularidad ha sido caro: la muerte. Ésa es la causa última por la que, mil millones de años después, algunos humanos arrojaron un bifaz de cuarcita roja a la Sima de los Huesos de la burgalesa sierra de Atapuerca, donde yacían los miembros de su clan. Quienes lo hicieron, conscientes de su propia muerte, comenzaban a desarrollar ritos y creencias que desempeñaban una importante función social pero que, sobre todo, mostraban su deseo de *trascender* a la realidad dictada por una lógica evolutiva que habrían de descubrir medio millón de años más tarde.

Al tratar sobre el origen de los humanos hemos convergido con las inquietudes de muchos científicos y pensadores de la historia reciente de la humanidad. Por citar un ejemplo, poco antes de su fallecimiento en 1955, el jesuita, filósofo y paleontólogo Pierre Teilhard de Chardin sintetizaba su pensamiento en una ecuación que contenía al menos tres elementos: Cosmogénesis = Biogénesis = Antropogénesis. Sin embargo, en el último elemento de su igualdad —Cristogénesis—, Teilhard de Chardin reflejaba el aliento final de una fuerte corriente filosófica que hunde sus raíces en la propia historia del pensamiento aristotélico. Esta *ortogénesis*, como tendencia innata y lineal de la evolución bajo la influencia de una *fuerza directriz* interna o externa, sigue viva en la mente de algunos pensadores, partidarios de la neoortogénesis. Pero el finalismo de Teilhard de Chardin hacia lo que denominaba el *Punto Omega* tenía fuertes connotaciones teleológicas, desarrolladas por su mente formada tanto en Biología Evolutiva como en Teología. Para él, la Antropogénesis es una consecuencia inevitable de la propia evolución y resulta coincidente con la *Conciencia* en su finalismo hacia ese *Punto Omega* de conciencias armonizadas: la *Superconciencia*.

Hemos intentado de mostrar la variabilidad conocida en la genealogía de los humanos. Pero ¿y la que aún no ha llegado a nuestras manos? La experiencia nos dice que apenas tenemos constancia de una porción muy pequeña de la diversidad de nuestro linaje: ¿Cuántos géneros, especies, subespecies o *paleo-demes* —en el sentido de Clark F. Howell— llegaremos a reconocer en el registro fósil durante las próximas décadas? Por el momento se han catalogado un cierto número de genealogías que tuvieron su correspondiente tiempo evolutivo y se extinguieron. Ya sólo quedamos nosotros, como el último brote de un arbusto que languidece. Sin embargo, no podemos afirmar que la evolución de los humanos llevó de manera inevitable a esta especie a la que pertenecemos. Si apelamos a la *Conciencia*, como hizo Teilhard de Chardin cuando se refería a la Antropogénesis, tenemos que volver a dudar, reconociendo que nada podemos saber de la mente de *Homo erectus*, *Homo antecessor*, *Homo neanderthalensis*, etc. ¿Quién se siente con autoridad científica o moral para afirmar que la *Conciencia* es exclusiva de nuestra especie? No resulta difícil imaginar a un neandertal contemplando el atardecer y preguntándose por la naturaleza de esa esfera brillante, que desaparecía tras el horizonte tiñendo el cielo de tonalidades rojizas. ¿Qué nos impide afirmar que los neandertales y otros humanos tenían un conocimiento reflexivo de sí mismos y de su entorno? Aunque estemos cegados por la celeridad del presente, por nuestra propia incapacidad para comprender el Universo que nos rodea y por una buena dosis de soberbia, tenemos que realizar una reflexión profunda y sincera para reconocer que estamos aquí gracias a la fortuna de muchos y sucesivos acontecimientos. En el último sorteo, el número gordo de la lotería pudo haberle tocado a los neandertales o a los humanos que poblaron China hace 200.000 años, por ejemplo. El estudio de la evolución biológica, y de la humana en particular, conlleva un verdadero ejercicio de humildad, que tendría que ser obligatorio en cualquier tipo de formación académica.

La ortogénesis está en la base del llamado *Diseño Inteligente*, una versión actualizada del creacionismo que sigue sin tener en cuenta las evidencias proporcionadas por la biología. Aun liberando a la ortogénesis de su connotación sobrenatural o divina, encontramos ejemplos de ilustres científicos partidarios de una *fuerza directora* de la evolución, innata e interna. George Gaylord Simpson, uno de los padres de la Teoría Sintética de la Evolución, sostenía a comienzos de la década de 1950 la existencia de una fuerza interna desconocida, capaz de explicar las supuestas *tendencias* evolutivas. El incremento del tamaño cerebral de los homínidos podría ser un buen ejemplo de esa hipotética tendencia en la evolución, que llegaría a su cúspide con nuestra especie. Pero, como hemos mostrado, los neandertales llegaron a tener, en promedio, un cerebro más grande

que el nuestro. También se ha comentado las desventajas fisiológicas que supone poseer un cerebro de proporciones desmesuradas. No obstante, podríamos centrarnos en la otra propiedad cerebral y admitir que el cerebro de los homínidos ha seguido el camino evolutivo de la complejidad creciente. Siendo así, muchos estarían tentados de adherirse al club de los defensores de la ortogénesis, tanto por lo que supone de auto-afirmación para el linaje al que pertenecemos como por los riesgos que conlleva: la complejidad mental puede resultar una adaptación letal para nuestra especie.

El propio John B. S. Haldane —uno de los padres de la investigación sobre el origen de la vida y sobre genética de poblaciones— también admitía la ortogénesis y la posibilidad de que la hipertelia, o desarrollo exagerado de ciertos órganos por causas internas al propio organismo, pudiera causar la extinción de algunas especies. El ejemplo mejor conocido de posible adaptación perjudicial es el de la especie *Megaloceros giganteus*, un ciervo aparecido en el Pleistoceno Medio de astas hipertrofiadas, que con frecuencia ilustra los textos antiguos de Paleontología. Pero Stephen Jay Gould demostró que las astas de este animal estaban en consonancia con el tamaño de su cuerpo y, por supuesto, no fueron en modo alguno la causa de su extinción durante el Holoceno. Las tendencias evolutivas nunca han podido probarse y, por tanto, no son del agrado de los expertos en evolución o en bioquímica, a pesar de su aparente lógica y poder sugestivo. Los datos indican que la biología carece de *cimas* o culminaciones: en su paisaje no hay pirámides sino arbustos enmarañados.

Así, los humanos tampoco somos el resultado de una tendencia o de un *plan*: nuestra especie es una entidad evolutiva más, que forma parte de un proceso de diversificación imparable. De hecho, existimos porque interactuamos con los demás seres vivos que nos rodean, estableciendo complejas relaciones ecológicas. Y no sólo con los animales, plantas y hongos de nuestro entorno o nuestros mercados. La Tierra es el planeta de los microorganismos, y el día a día de nuestra vida depende de la suya: más de un kilogramo de ellos, pertenecientes a más de 10.000 especies diferentes, habita dentro de cada individuo sano de nuestra especie. Gracias a tal *microbioma* podemos sobrevivir en esta biosfera a la que, en escalas geológicas, acabamos de llegar. Por ejemplo, nuestros amigos invisibles nos aportan algunas enzimas sin las cuales no podríamos digerir nuestra propia dieta, y nos protegen de ser infectados por otros microorganismos patógenos. La simbiosis, una vez más, resulta fundamental para la vida. De hecho, si hacemos un recuento celular, un humano sano aloja diez veces más microorganismos que células de nuestra especie. Es decir, nuestro cuerpo es un ecosistema, y además estamos en clara minoría dentro de él. Teniendo en cuenta que sin los demás seres vivos, incluyendo los microorganismos, no viviríamos, ¿realmente somos *tan superiores* a ellos? Precisamente lo que nos define como especie, nuestro genoma, también refleja esa larga y fecunda relación con la biología que nos ha rodeado: en él aparecen no sólo genes de neandertales, sino también de diferentes especies animales más o menos alejadas de nuestro linaje, de hongos, plantas, eucariotas unicelulares, arqueas, bacterias y virus. En este último caso, cerca del 10% de genoma de *Homo sapiens* corresponde a retrovirus que se fueron integrando en el de nuestros ancestros. Por tanto, cuando afirmemos con orgullo que *somos humanos* deberíamos vernos como un mosaico metabólico y genético formado por piezas provenientes de muchos otros compañeros de viaje en este pequeño punto azul pálido que es nuestro planeta. Tal vez así, además, sintiésemos una fuerza interior que nos obligara a respetar la biodiversidad de la que formamos parte.

En este sentido, solemos pensar que la complejidad mental de *Homo sapiens* y la consecuente adaptación extrasomática representada por *la cultura* podrían salvarnos del final irremediable al que estamos abocados como especie. Hoy en día nos preocupan diferentes procesos de origen antrópico perjudiciales para la biosfera, como el calentamiento global inducido por la actividad humana. Este hecho, demostrado por las evidencias empíricas, puede resultar fatal para un número muy elevado de especies. Estaría causando, según algunos autores, la *sexta extinción* masiva producida desde la Explosión cámbrica. Mirando más atrás, es posible establecer un curioso paralelismo entre la crisis de biodiversidad que produjeron las cianobacterias al comenzar a generar oxígeno y la que está desencadenando nuestra especie con la emisión de gases de efecto invernadero. En cualquier caso, nos decimos, probablemente nosotros podremos sobrevivir a nuestros propios desmanes, aunque tengamos que pagar un alto precio por tal falta de previsión a largo plazo. El futuro lo dirá. Más preocupante resulta el desfase entre biología y cultura, que evolucionan a ritmos cada vez más divergentes. De manera muy gráfica podemos afirmar que somos monos de cabeza grande

maneando ordenadores y armas de destrucción masiva. No obstante, y ahí reside nuestra grandeza, el cerebro humano nos permite hazañas de las que ningún otro ser vivo conocido es capaz: fabricamos raederas de sílex y poco después sondas robóticas capaces de posarse sobre el núcleo de un cometa, escribimos bellos poemas, construimos edificios en apariencia imposibles, componemos deliciosas partituras musicales, utilizamos el método científico, o trazamos líneas magistrales sobre una hoja en blanco para recrear lo que nuestros ojos —y nuestros sueños— nos muestran.

Por último, merece la pena echar un vistazo al zigzag irregular, pero tozudo, de las oscilaciones climáticas ocurridas durante los últimos seis millones de años. Estamos viviendo posiblemente en el punto más elevado de un estadio cálido —y contribuyendo a ello, como hemos indicado—, al que de manera inevitable seguirá una nueva glaciación. La ciencia intenta ser predictiva y en este caso los datos han permitido construir un modelo muy consistente. Si el enfriamiento del clima durante el Plioceno y la progresiva sequía generada en el continente africano fue uno de los principales motores de la aparición y posterior evolución de las especies del género *Homo* —curiosamente, también los orígenes del Universo y de la vida están ligados a procesos de enfriamiento—, la próxima glaciación puede llevarnos a un colapso de proporciones imprevisibles. El gradiente económico y político Norte-Sur podría sufrir una inversión muy sugerente.

Con independencia de lo que depare el futuro, el Cosmos y todos los seres vivos seguiremos nuestros caminos evolutivos. Los representantes del linaje humano que nos sucedan como especie, cuando la nuestra llegue a su fin, continuarán haciéndose las mismas preguntas una y otra vez, con el enfoque correspondiente al momento histórico y científico-técnico de quienes continúen esta autodenominada *vida inteligente*. El presente libro tal vez quede como un eslabón más en el avance del pensamiento crítico y como prueba de lo que somos los humanos: primates con una curiosidad insaciable, asomados al abismo de nuestros orígenes.

C. B., A. F. S., J. M. BdC.

Bibliografía

Lecturas recomendadas

Esta lista incluye tanto obras que se pueden considerar «clásicas» en divulgación como libros más modernos. En el primer caso es evidente que los rápidos avances de la ciencia hacen que algunos temas puedan parecer anticuados, y otros están ausentes. No obstante se incluyen por la claridad de su exposición y su innegable validez en las temáticas que sí tratan.

El Universo

- Clark, Stuart (2010). *Universo sin límites*. Media Minds, Madrid.
- Cloud, Preston (1988). *El cosmos, la tierra y el hombre: Una breve historia del Universo*. Alianza Editorial, Madrid.
- Davies, Paul C. W. (1986). *El universo accidental*. Ed. Salvat, Barcelona.
- (1994). *El universo desbocado*. Salvat, Barcelona.
- Frank, Adam (2012). *El fin del principio: una nueva historia del tiempo*. Ariel, Barcelona.
- Gamow, George (1993). *La creación del Universo*. RBA, Barcelona.
- Greene, Brian (2001). *El universo elegante*, Crítica, Barcelona.
- Guth, Alan (1999). *El universo inflacionario: la búsqueda de una nueva teoría sobre los orígenes del cosmos*. Debate, Madrid.
- Hawking, Stephen (2011). *El universo en una cáscara de nuez*. Crítica, Barcelona.
- Hubert, James (2012). *Paciencia en el azul del cielo: La evolución cósmica*. RBA, Barcelona.
- Kippenhahn, Rudolf (1995). *Luz del confín del Universo*. Salvat, Barcelona.
- Kirshner, Robert (2006). *El universo extravagante: estrellas explosivas, energía oscura y cosmos acelerado*. Siruela, Madrid.
- Longair, Malcolm S. (1992). *Los orígenes del universo*. Alianza Editorial, Madrid.
- Narlikar, Jayant (1987). *La estructura del Universo*. Alianza Editorial, Madrid.
- Overbye, Dennis (1992). *Corazones solitarios en el cosmos*. Planeta, Barcelona.
- Rees, Martin J. (2002). *Nuestro hábitat cósmico*. Paidós Ibérica, Barcelona.
- (2001). *Seis números más*. Debate, Madrid.
- Smoot, George y Davidson, Keay (1994). *Arrugas en el tiempo*. Plaza y Janés, Barcelona.
- Trefil, James S. (1986). *El momento de la creación: del Big Bang hasta el universo actual*. Salvat, Barcelona.
- (1990). *La cara oculta del universo: un científico explora los misterios del cosmos*. Planeta, Barcelona.
- Wagoner, Robert y Goldsmith, Donald (1985). *Horizontes cósmicos: Comprenda el Universo*. Labor, Barcelona.
- Weinberg, Steven (2009). *Los tres primeros minutos del Universo*. Alianza Editorial, Madrid.
- Weintraub, David A. (2012). *La edad del universo*. Crítica, Barcelona.

La vida

- Cairns-Smith, Graham (1990). *Siete pistas sobre el origen de la vida: Una historia científica en clave detectivesca*. Alianza Editorial, Madrid.
- Coyne, Jerry (2009). *Por qué la teoría de la evolución es verdadera*. Crítica, Barcelona.
- Darwin, Charles R. (2003). *Diario del viaje de un naturalista alrededor del mundo*. Espasa Calpe, Madrid.
- (2009). *El origen de las especies*. Espasa Calpe, Madrid.
- Dawkins, Richard (2008). *El cuento del antepasado. Un viaje a los albores de la evolución*. Antoni Bosch, Barcelona.
- (2009). *Evolución. El mayor espectáculo sobre la Tierra*. Espasa Calpe, Madrid.
- De Duve, Christian (1999). *Polvo vital. La vida como imperativo cósmico*. Norma, Santa Fe de Bogotá, Colombia.
- Dyson, Freeman J. (1999). *Los orígenes de la vida*. Cambridge University Press, Madrid.
- Fontdevila, Antonio y Serra, Luis (2013). *La evolución biológica. Una reconstrucción darwinista*. Síntesis, Madrid.
- García Molina, Virginia y Aguilera, Juan Antonio (1985). *... y la Tierra palpitó. El origen de la vida*. Blume, Madrid.
- Giménez, Álvaro; Gómez-Elvira, Javier y Mayorga, Daniel Martín (eds.) (2011). *Astrobiología: Sobre el origen y evolución de la vida en el universo*. CSIC-Catarata, Madrid.
- Gould, Stephen Jay (ed.) (1993). *El libro de la vida*. Crítica, Barcelona.
- (2006). *La vida maravillosa: Burgess Shale y la naturaleza de la historia*. Crítica, Barcelona.
- Kruif, Paul de (2006). *Los cazadores de microbios*. Porrúa, México D.F., México.
- Lazcano, Antonio (2010). *El origen de la vida. Evolución química y evolución biológica*. Trillas, México D.F., México.

- Manrubia, Susanna y Zanette, Damián H. (2014). *Genes y genealogías. Sobre nuestra herencia cultural y biológica*. Publicacions de la Universitat de València, Valencia.
- Margulis, Lynn y Schwartz, Karlene V. (1985). *Cinco Reinos. Guía ilustrada de los phyla de la vida en la Tierra*. Labor, Barcelona.
- y Sagan, Dorion (1996). *¿Qué es la vida?* Tusquets, Barcelona.
- Martín-Gago, José Ángel; Briones, Carlos; Casero, Elena y Serena, Pedro A. (2014). *El nanomundo en tus manos. Las claves de la nanociencia y la nanotecnología*. Crítica, Barcelona.
- Maynard-Smith, John J. y Szathmari, Eörs (2001). *Ocho hitos de la evolución: del origen de la vida al nacimiento del lenguaje*. Tusquets, Barcelona.
- Monod, Jacques (1981). *El azar y la necesidad*. Tusquets, Barcelona.
- Moya, Andrés (2010). *Evolución*. Laetoli, Pamplona.
- y Peretó, Juli (2011). *Simbiosis: seres que evolucionan juntos*. Síntesis, Madrid.
- Oparin, Alexandr I. (1989). *El origen de la vida*. Akal, Madrid.
- Peretó, Juli G. (1994). *Orígenes de la evolución biológica*. Eudema, Madrid.
- Postgate, John (2009). *Las fronteras de la vida*. Crítica, Barcelona.
- Schrödinger, Erwin (1983). *¿Qué es la vida?* Tusquets, Barcelona.
- Shapiro, Robert (1987). *Orígenes*. Salvat, Barcelona.
- Trigo Rodríguez, Josep M. (2012). *Las raíces cósmicas de la vida*. Edicions UAB, Barcelona.

Los humanos

- Arsuaga, Juan Luís y Martínez, Ignacio (1998). *La especie elegida*. Temas de Hoy, Madrid.
- (2012). *El primer viaje de nuestra vida*. Temas de Hoy, Madrid.
- Bermúdez de Castro, J.M. (2002). *El chico de la Gran Dolina*. Crítica, Barcelona.
- (2010). *La Evolución del talento*. Debate, Barcelona.
- (2012). *Exploradores*. Debate, Barcelona.
- (2013). *Un Viaje por la Prehistoria*. Akal, Madrid.
- Carbonell, Eudald y Sala, Robert (2000). *Planeta humà*. Empúries, Barcelona.
- Cela-Conde, Camilo y Ayala, Francisco J. (2005). *Senderos de la evolución humana*. Alianza Editorial, Madrid.
- Darwin, Charles R. (2009). *El origen del hombre*. Crítica, Barcelona.
- Johanson, Donald y Edey, Maitland (1982). *El primer antepasado del Hombre*. Planeta, Barcelona.
- Martín-Loeches, M. (2007). *La mente del Homo sapiens*. Santillana Ediciones Generales. Aguilar, Madrid.
- Stringer, Christopher B. y Andrews, Peter (2012). *The Complete World of Human Evolution* (2.^a ed.) (The Complete Series). Thames & Hudson, Londres.
- Stringer, Chris B. y McKee, Robin (1998). *African Exodus: The Origins of Modern Humanity*. Henry Holt & Company, Nueva York.

Para saber más

Esta segunda lista incluye obras (la mayor parte de ellas, no disponibles en castellano) de varios tipos: libros completos o capítulos más especializados que los recogidos en el primer listado, ensayos de divulgación científica, y artículos publicados en revistas científicas profesionales. Todas estas referencias pueden ser útiles para un lector que desee profundizar en alguno de los temas tratados, y varias de ellas aparecen citadas directa o indirectamente a lo largo del libro.

El Universo

- Ade, Peter A. R. *et al.* (The Planck Collaboration, 2014). «Planck 2013 results. XVI. Cosmological parameters». *Astronomy & Astrophysics*, 571, 16. Disponible en <http://arxiv.org/abs/1303.5076>
- Alpher, Ralph A.; Bethe, Hans y Gamow, George (1948). «The Origin of Chemical Elements». *Physical Review* 73, 803. Disponible en <http://journals.aps.org/pr/abstract/10.1103/PhysRev.73.803>
- Angulo, Raúl *et al.* (2012). «Scaling relations for galaxy clusters in the Millennium-XXL simulation». *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 426, 2046. Disponible en <http://arxiv.org/abs/1203.3216>
- Burbidge, E. Margaret; Burbidge, Geoffrey R.; Fowler, William A. y Hoyle, Fred (1957). «Synthesis of the Elements in Stars». *Review of Modern Physics*, 29, 547. Disponible en <http://journals.aps.org/rmp/abstract/10.1103/RevModPhys.29.547>
- Busca, Nicolás G. *et al.* (2013). «Baryon acoustic oscillations in the Ly α forest of BOSS quasars». *Astronomy and Astrophysics* 552, 96. Disponible en <http://arxiv.org/abs/1211.2616>
- Cole, Shaun *et al.* (2005). «The 2dF Galaxy Redshift Survey: Power-spectrum analysis of the final dataset and cosmological implications». *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 362, 505. Disponible en <http://arxiv.org/abs/astro-ph/0501174>
- Davis, Tamara M. y Lineweaver, Charles H. (2004). «Expanding Confusion: Common Misconceptions of

- Cosmological Horizons and the Superluminal Expansion of the Universe». *Publications of the Astronomical Society of Australia*, 21, 1, 97. Disponible en <http://arxiv.org/abs/astro-ph/0310808>
- Dicke, Robert; James, P.; Peebles, E.; Roll, Peter y Wilkinson, David (1965). «Cosmic Black-Body Radiation». *The Astrophysical Journal*, 142, 414. Disponible en <http://adsabs.harvard.edu/abs/1965ApJ...142..414D>
- Driver, Simon P.; Fernández-Soto, Alberto *et al.* (1998). «Morphological number-count and redshift distributions to $I < 26$ from the Hubble Deep Field: Implications for the evolution of Ellipticals, Spirals and Irregulars». *The Astrophysical Journal Letters*, 496, L93. Disponible en <http://arxiv.org/abs/astro-ph/9802092>
- Eisenstein, Daniel J. *et al.* (2005). «Detection of the Baryon Acoustic Peak in the Large-Scale Correlation Function of SDSS Luminous Red Galaxies». *The Astrophysical Journal*, 633, 560. Disponible en <http://arxiv.org/abs/astro-ph/0501171>
- Feng, Jonathan y Trodden, Mark (2011). «Mundos oscuros». *Investigación y Ciencia*, 412.
- Fernández-Soto, Alberto (2009). «Identificación de galaxias remotas». *Investigación y Ciencia*, 389. Disponible en <http://www.investigacionyciencia.es/files/3556.pdf>
- Freedman, Wendy L. *et al.* (2001). «Final Results from the Hubble Space Telescope Key Project to Measure the Hubble Constant». *The Astrophysical Journal*, 553, 47. Disponible en <http://arxiv.org/abs/astro-ph/0012376>
- Hamuy, Mario (2011). «The key role of the Calan/Tololo project in the discovery of the accelerating Universe». Manuscrito directamente disponible en internet: <http://arxiv.org/abs/1110.1958>
- Kolb, Rocky (1996). *Blind watchers of the sky*. Ed. Oxford University Press.
- Krauss, Lawrence M. y Turner, Michael S. (2004). «La constante cosmológica». *Investigación y Ciencia*, 338.
- Krauss, Lawrence M. y Scherrer, Robert J. (2008). «¿El fin de la cosmología?». *Investigación y Ciencia*, 380. Disponible en inglés en <http://genesis1.asu.edu/0308046.pdf>
- Lineweaver, Charles H. y Davis, Tamara M. (2005). «Las paradojas de la gran explosión». *Investigación y Ciencia*, 344. Disponible en inglés en <http://www.mso.anu.edu.au/~charley/papers/LineweaverDavisSciAm.pdf>
- Mersan, Z. Cemile *et al.* (2015). «Spectroscopic Confirmation of an Ultra Massive and Compact Galaxy at $z = 3.35$: A Detailed Look at an Early Progenitor of Local Most Massive Ellipticals». *The Astrophysical Journal*, 801, 133. Disponible en <http://arxiv.org/abs/1406.0002>
- Peebles, P. James E. (2001). «El sentido de la cosmología moderna». *Investigación y Ciencia*, 294.
- (2013). «Discovery of the Hot Big Bang: What happened in 1948». Manuscrito directamente disponible en internet: <http://arxiv.org/abs/1310.2146>
- Penzias, Arno y Wilson, Robert (1965). «A Measurement of Excess Antenna Temperature at 4080 Mc/s». *The Astrophysical Journal*, 142, 419. Disponible en <http://adsabs.harvard.edu/abs/1965ApJ...142..419P>
- Perlmutter, S. *et al.* (1999). «Measurements of Omega and Lambda from 42 High-Redshift Supernovae». *The Astrophysical Journal*, 517, 565. Disponible en <http://arxiv.org/abs/astro-ph/9812133>
- Riess, Adam G. *et al.* (1998). «Observational Evidence from Supernovae for an Accelerating Universe and a Cosmological Constant». *The Astronomical Journal*, 116, 3, 1009. Disponible en <http://arxiv.org/abs/astro-ph/9805201>
- Rubin, Vera C. y Ford, W. Kent (1970). «Rotation of the Andromeda Nebula from a Spectroscopic Survey of Emission Regions». *The Astrophysical Journal*, 159, 379. Disponible en <http://adsabs.harvard.edu/abs/1970ApJ...159..379R>
- Ruiz-Lapuente, Pilar; Kim, Alex G. y Walton, Nicholas (1999). «Supernovas y expansión acelerada del universo». *Investigación y Ciencia*, 270.
- Schneider, Peter (2010). «Cuestiones fundamentales de cosmología». *Investigación y Ciencia*, 405.
- Schwartz, Robert (2014). «Tras las huellas de la inflación». *Investigación y Ciencia*, 454.
- Silk, Joseph (2006). *The infinite cosmos*. Ed. Oxford University Press.
- Snyder, Lewis E.; Buhl, David; Zuckerman, B. y Palmer, Patrick (1969). «Microwave Detection of Interstellar Formaldehyde». *Physical Review Letters* 22, 679. Disponible en <http://journals.aps.org/prl/abstract/10.1103/PhysRevLett.22.679>
- Steinhardt, Paul J. (2011). «La inflación a debate». *Investigación y Ciencia*, 417.
- Trefil, James S. (2012). *Space Atlas: Mapping the Universe and Beyond*. Ed. National Geographic.
- Tully, R. Brent; Courtois, Helene; Hoffman, Yehuda y Pomarède, Daniel (2014). «The Laniakea supercluster of galaxies». *Nature*, 513, 71. Disponible en <http://arxiv.org/abs/1409.0880>
- Turner, Michael S. (2009). «El origen del universo». *Investigación y Ciencia*, 398.
- Wright, Ned (en línea). Cosmology Tutorial. <http://www.astro.ucla.edu/~wright/cosmolog.htm>
- Zwicky, Fritz (1933). Die Rotverschiebung von extragalaktischen Nebeln. *Helvetica Physica Acta*, 6, 110. Disponible en <http://adsabs.harvard.edu/abs/1933AcHPh...6..110Z>
- (1937). «On the Masses of Nebulae and of Clusters of Nebulae». *The Astrophysical Journal*, 86, 217. Disponible en <http://adsabs.harvard.edu/abs/1937ApJ....86..217Z>

La vida

- Allwood, A. C.; Walter, M. R.; Kamber, B. S.; Marshall, C. P. y Burch, I.W. (2006). «Stromatolite reef from the Early Archaean era of Australia». *Nature* 441: 714-718.
- Amaral-Zettler, L. A.; Zettler, E. R.; Theroux, S. M.; Palacios, C.; Aguilera, A. y Amils, R. (2011). «Microbial community structure across the tree of life in the extreme Río Tinto». *ISME Journal* 5: 42-50.

- Boyer, M.; Madoui, M. A.; Gimenez, G.; La Scola, B. y Raoult, D. (2010). «Phylogenetic and phyletic studies of informational genes in genomes highlight existence of a 4 domain of life including giant viruses». *PLoS ONE* 5: e15530.
- Brasier, M. D.; Green, O. R.; Jephcoat, A. P.; Kleppe, A. K.; Van Kranendonk, M. J.; Lindsay, J. F.; Steele, A. y Grassineau, N. V. (2002). «Questioning the evidence for Earth's oldest fossils». *Nature* 416: 76-81.
- Briones, C. (2011). «El origen y la evolución temprana de la vida». *Revista de Occidente* 361: 19-38.
- ; Stich, M. y Manrubia, S. C. (2009). «The dawn of the RNA World: toward functional complexity through ligation of random RNA oligomers». *RNA* 15: 743-749.
- Brocks, J. J.; Logan, G. A.; Buick, R. y Summons, R. E. (1999). «Archaean molecular fossils and the early rise of eukaryotes». *Science* 285: 1025-1027.
- Brown, C. T.; Hug, L. A.; Thomas, B. C.; Sharon, I.; Castelle, C. J.; Singh, A.; Wilkins M. J.; Wrighton, K. C.; Williams, K. H. y Banfield, J. F. (2015). «Unusual biology across a group comprising more than 15% of domain Bacteria». 523: 208-211.
- Butterfield, N. J. (2015). «Early evolution of the Eukaryota». *Palaeontology* 58: 5-17.
- Cairns-Smith, A. G (1982). *Genetic Takeover and the Mineral Origins of Life*. Cambridge University Press. Cambridge, U.K.
- Crick, F. H. (1968). «The origin of the genetic code». *J Mol Biol* 38: 367-379.
- Davidovich, C.; Belousoff, M.; Bashan, A. y Yonath, A. (2009). «The evolving ribosome: from non-coded peptide bond formation to sophisticated translation machinery». *Res Microbiol* 160: 487-492.
- Dawkins, R. (2014). *El gen egoísta: Las bases biológicas de nuestra conducta*. Salvat, Barcelona.
- De La Escosura, A.; Briones, C. y Ruiz-Mirazo, K. (2015). «The systems perspective at the crossroads between chemistry and biology». *Journal of Theoretical Biology*, en prensa.
- Delsuc, F.; Brinkmann, H. y Philippe, H. (2005). «Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life». *Nat Rev Genet* 6: 361-375.
- Derelle, R.; Torruella, G.; Klimeš, V.; Brinkmann, H.; Kim, E.; Vlček, Č.; Lang, B. F. y Eliáš, M. (2015). «Bacterial proteins pinpoint a single eukaryotic root». *Proc Natl Acad Sci USA* 112: 693-699.
- Diener, T.O. (1971). «Potato spindle tuber “virus”: IV. A replicating, low molecular weight RNA». *Virology* 45: 411-428.
- Dobzhansky, T. (1973). «Nothing in biology makes sense except in the light of evolution». *American Biology Teacher* 35: 125-129.
- Doherty, E. A. y Doudna, J. A. (2000). «Ribozyme structures and mechanisms». *Annu Rev Biochem* 69: 597-615.
- Domingo, E. (2016). *Virus as populations*. Academic Press, Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- ; Sabo, D.; Taniguchi, T. y Weissmann, C. (1978). «Nucleotide sequence heterogeneity of an RNA phage population». *Cell* 13: 735-744.
- Doolittle, W.F. y Brown, J.R. (1994). «Tempo, mode, the progenote, and the universal root». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 6721-6728.
- Eigen, M. (1971). «Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules». *Naturwissenschaften* 58: 465-523.
- y Schuster, P. (1977). «The hypercycle. A principle of natural self-organization. Part A: Emergence of the hypercycle». *Naturwissenschaften* 64: 541-565.
- El Albani, A.; Bengtson, S.; Canfield, D. E.; Bekker, A.; Macchiarelli, R.; Mazurier, A.; Hammarlund, E. U.; Boulvais, P.; Dupuy, J. J.; Fontaine, C.; Fursich, F. T.; Gauthier-Lafaye, F.; Janvier, P.; Javaux, E.; Ossa, F.O.; Pierson-Wickmann, A. C.; Riboulleau, A.; Sardini, P.; Vachard, D.; Whitehouse, M. y Meunier, A. (2010). «Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2.1 Gyr ago». *Nature* 466: 100-104.
- Ellington, A. D. y Szostak, J. W. (1990). «In vitro selection of RNA molecules that bind specific ligands». *Nature* 346: 818-822.
- Embley, T. M. y Martin, W. (2006). «Eukaryotic evolution, changes and challenges». *Nature* 440: 623-630.
- Eme, L.; Sharpe, S. C.; Brown, M. W. y Roger, A. J. (2014). «On the age of eukaryotes: Evaluating evidence from fossils and molecular clocks». *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 6: a016139
- Eschenmoser, A. (2007). «The search for the chemistry of life's origin». *Tetrahedron* 63: 12821-12844.
- Ferris, J. P. (2006). «Montmorillonite-catalysed formation of RNA oligomers: the possible role of catalysis in the origins of life». *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 361: 1777-1786.
- Flores, R.; Gago-Zachert, S.; Serra, P.; Sanjuán, R. y Elena, S.F. (2014). «Viroids: Survivors from the RNA World?». *Annu. Rev. Microbiol.* 68: 395-414.
- Forterre, P. (2010). «Defining life: the virus viewpoint». *Orig Life Evol Biosph* 40: 151-160.
- Fry, I. (2000). *The emergence of life on Earth: A historical and scientific overview*. Rutgers Univ. Press, New Brunswick, NJ.
- Gánti, T. (2003). *The principles of life*. Oxford University Press, Oxford.
- García-Ruiz, J. M.; Hyde, S. T.; Carnerup, A. M.; Christy, A. G.; Van Kranendonk, M. J. y Welham, N.J. (2003). «Self-assembled silica-carbonate structures and detection of ancient microfossils». *Science* 302: 1194-1197.
- Garrels, R. M.; Perry, E. A. y Mackenzi, Ft. (1973). «Genesis of Precambrian iron-formations and development of atmospheric oxygen». *Economic Geology* 68: 1173-1179.
- Gell-Mann, M. (2003). *El quark y el jaguar. Aventuras en lo simple y lo complejo*. Tusquets, Barcelona.

- Gil, R.; Silva, F. J.; Peretó, J. y Moya, A. (2004). «Determination of the core of a minimal bacterial gene set». *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 68: 518-537.
- Gilbert, W. (1986). «Origin of life: The RNA world». *Nature* 319: 618-618.
- Gomes, R.; Levison, H. F.; Tsiganis, K. y Morbidelli, A. (2005). «Origin of the cataclysmic Late Heavy Bombardment period of the terrestrial planets». *Nature* 435: 466-469.
- Gray, M. W. y Doolittle, W. F. (1982). «Has the endosymbiont hypothesis been proven?». *Microbiol Rev* 46: 1-42.
- Guerrier-Takada, C.; Gardiner, K.; Marsh, T.; Pace, N. y Altman, S. (1983). «The RNA moiety of ribonuclease P is the catalytic subunit of the enzyme». *Cell* 35: 849-857.
- Haldane, J. B. S. (1929). «The origin of life». *The Rationalist Annual* 148: 3-10.
- (1932). *The causes of evolution*. Harper, Londres.
- Higgs, P. G. y Lehman, L. (2015). «The RNA World: molecular cooperation at the origins of life». *Nature Reviews Genetics* 16: 7-17.
- Hoffman, P. F. y Schrag, D. P. (2002). «The snowball Earth hypothesis: testing the limits of global change». *Terra Nova* 14: 129-155.
- Huxley, J. (1942). *Evolution: The Modern Synthesis*, Allen and Unwin, Londres.
- Iizuka, T.; Horie, K.; Komiya, T.; Maruyama, S.; Hirata, T.; Hidaka, H. y Windley, B. F. (2006). «4.2 Ga zircon xenocryst in an Acasta Gneiss from northwestern Canada: Evidence for early continental crust». *Geology* 34: 245-248.
- Joyce, G. F. (2002). «The antiquity of RNA-based evolution». *Nature* 418: 214-221.
- Kauffman, S. (1996). *At Home in the Universe: The Search for the Laws of Self-Organization and Complexity*. Oxford University Press, Oxford.
- Kimura, M. (1985). *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge University Press, Reino Unido.
- Knoll, A. H. (2014). «Paleobiological perspectives on early eukaryotic evolution». *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 6: a016121.
- ; Javaux, E. J.; Hewitt, D.; Cohen, P. (2006). «Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans». *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 361: 1023-1038.
- Koonin, E. V. (2010). «The incredible expanding ancestor of eukaryotes». *Cell* 140: 606-608.
- ; Senkevich, T. G. y Dolja, V. V. (2006). «The ancient Virus World and evolution of cells». *Biol Direct* 1: 29.
- y Yutin, N. (2014). «The Dispersed Archaeal Eukaryome and the Complex Archaeal Ancestor of Eukaryotes». *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 6: a016188.
- Kruger, K.; Grabowski, P. J.; Zaug, A. J.; Sands, J.; Gottschling, D. E. y Cech, T. R. (1982). «Self-splicing RNA: autoexcision and autocyclization of the ribosomal RNA intervening sequence of Tetrahymena». *Cell* 31: 147-157.
- Krupovic, M. y Koonin, E. V. (2015). «Polintons: a hotbed of eukaryotic virus, transposon and plasmid evolution». *Nat Rev Microbiol* 13: 105-115.
- Lane, N. y Martin, W. (2010). «The energetics of genome complexity». *Nature* 467: 929-934.
- Lazcano, A. (2010). «Historical development of origins research». *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2: a002089.
- Lewontin, R. (1970). «The Units of Selection». *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 1: 1-18.
- Lincoln, T. A. y Joyce, G. F. (2009). «Self-sustained replication of an RNA enzyme». *Science* 323: 1229-1232.
- Lombard, J.; López-García, P. y Moreira, D. (2012). «The early evolution of lipid membranes and the three domains of life». *Nat Rev Microbiol* 10: 507-515.
- López-García, P. y Moreira, D. (2006). «Selective forces for the origin of the eukaryotic nucleus». *Bioessays* 28: 525-533.
- Madigan, M. T.; Martinko, J. M.; Bender, K. S.; Buckley, D. H.; Stahl, D. A. y Brock, T. (eds.). (2014). *Brock biology of microorganisms*, 14.ª ed. Benjamin Cummings, San Francisco, CA.
- Manrubia, S. C. y Lázaro, E. (2006). «Viral evolution». *Physics of Life Reviews* 3: 65-92.
- Mansy, S. S.; Schrum, J. P.; Krishnamurthy, M.; Tobé, S.; Treco, D.A. y Szostak, J. W. (2008). «Template-directed Synthesis of a Genetic Polymer in a Model Protocell». *Nature* 454: 122-125.
- Margulis, L.; Fester, R. (eds.) (1992). *Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Martin, W.; Baross, J.; Kelley, D. y Russell, M. J. (2008). «Hydrothermal vents and the origin of life». *Nat Rev Microbiol* 6: 805-814.
- Mayr, E. (1997). «The objects of selection». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*: 2091-2094.
- Mccutcheon, J. P. y Moran, N. A. (2012). «Extreme genome reduction in symbiotic bacteria». *Nat Rev Microbiol* 10: 13-26.
- Miller, S. L. (1953). «A production of amino acids under possible primitive Earth conditions». *Science* 117: 528-529.
- Mills, D. R.; Peterson, R. L. y Spiegelman, S. (1967). «An extracellular Darwinian experiment with a self-duplicating nucleic acid molecule». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 58: 217-224.
- Mitchell, P. (1961). «Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemi-osmotic type of mechanism». *Nature* 191: 144-148.
- Mojzsis, S. J.; Harrison, T. M. y Pidgeon, R. T. (2001). «Oxygen-isotope evidence from ancient zircons for liquid water at the Earth's surface 4,300 Myr ago». *Nature* 409: 178-181.
- Moreira, D. y López-García, P. (1998). «Symbiosis between methanogenic archaea and delta-Proteobacteria as the

- origin of eukaryotes: The syntrophic hypothesis». *J. Mol. Evol.* 47: 517-530.
- y López-García, P. (2009). «Ten reasons to exclude viruses from the tree of life». *Nat Rev Microbiol* 7: 306-311.
- Moreno, A. y Ruiz-Mirazo, K. (2009). «The problem of the emergence of functional diversity in prebiotic evolution.» *Biology and Philosophy* 24: 585-605.
- Moya, A.; Pereto, J.; Gil, R. y Latorre, A. (2008). «Learning how to live together: genomic insights into prokaryote-animal symbioses». *Nat Rev Genet* 9: 218-229.
- Muller, H. J. (1922). «Variation due to change in the individual gene». *American Naturalist* 56, 32-50.
- Mushegian, A. R.; Koonin, E. V. (1996). «A minimal gene set for cellular life derived by comparison of complete bacterial genomes». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 10268-10273.
- Narbonne, G. M. (2005). «The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems». *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 33: 421-442.
- Nelson-Sathi, S.; Sousa, F. L.; Roettger, M.; Lozada-Chavez, N.; Thiergart, T.; Janssen, A.; Bryant, D.; Landan, G.; Schonheit, P.; Siebers, B.; Mcinerney, J. O. y Martin, W. F. (2015). «Origins of major archaeal clades correspond to gene acquisitions from bacteria». *Nature* 517: 77-80.
- Nissen, P.; Hansen, J.; Ban, N.; Moore, P. B. y Steitz, T. A. (2000). «The structural basis of ribosome activity in peptide bond synthesis». *Science* 289: 920-930.
- Oparin, A. I. (1961). *Life: its nature, origin and development*. Academic Press, Nueva York.
- Orgel, L. E. (1968). «Evolution of the genetic apparatus». *J Mol Biol* 38: 381-393.
- Patel, B. H.; Percivalle, C.; Ritson, D. J.; Duffy, C. D. y Sutherland, J. D. (2015). «Common origins of RNA, protein and lipid precursors in a cyanosulfidic protometabolism». *Nature Chemistry* 7: 301-307.
- Peretó, J.; Bada, J. L.; Lazcano A. (2009). «Charles Darwin and the Origin of Life». *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 39: 395-406.
- ; López-García, P.; Moreira, D. (2004). «Ancestral lipid biosynthesis and early membrane evolution». *Trends Biochem Sci.* 29: 469-477.
- Petitjean, C.; Deschamps, P.; Lopez-Garcia, P. y Moreira, D. (2014). «Rooting the domain archaea by phylogenomic analysis supports the foundation of the new kingdom proteoarchaeota». *Genome Biol Evol* 7: 191204.
- Philippe, N.; Legendre, M.; Doutre, G.; Coute, Y.; Poirot, O.; Lescot, M.; Arslan, D.; Seltzer, V.; Bertaux, L.; Bruley, C.; Garin, J.; Claverie, J. M. y Abergel, C. (2013). «Pandoraviruses: Amoeba Viruses with Genomes Up to 2.5 Mb Reaching That of Parasitic Eukaryotes». *Science* 341: 281-286.
- Pizzarello, S.; Schrader, D. L.; Monroe, A. A. y Lauretta, D. S. (2012). «Large enantiomeric excesses in primitive meteorites and the diverse effects of water in cosmochemical evolution». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109: 11949-11954.
- y Shock E. (2010). «The organic composition of carbonaceous meteorites: the evolutionary story ahead of biochemistry». *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2: a002105.
- Powner, M. W.; Gerland, B. y Sutherland, J. D. (2009). «Synthesis of activated pyrimidine ribonucleotides in prebiotically plausible conditions». *Nature* 459: 239-242.
- Prigogine, I. (1961). *Introduction to thermodynamics of irreversible processes*. Wiley, Nueva York.
- Pross, A. (2012). *What is Life? How Chemistry Becomes Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Raoult, D. y Forterre, P. (2008). «Redefining viruses: lessons from Mimivirus». *Nat Rev Microbiol* 6, 315-319.
- Rich, A. (1962). «On the problems of evolution and biochemical information transfer». En *Horizons in Biochemistry* (M. Kasha, B. Pullman (eds.)). Academic Press, Nueva York.
- Rivera, M. C.; Jain, R.; Moore, J. E. y Lake, J. A. (1998). «Genomic evidence for two functionally distinct gene classes». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 6239-6244.
- Robertson, M. P.; Joyce G. F. (2012). «The origins of the RNA world». *Cold Spring Harb Perspect Biol* 4: a003608.
- Ruiz-Mirazo, K. (2013). «Definir vida: un ejercicio constructivo». *SEBBM (Revista de la Sociedad Española de Bioquímica y Biología Molecular)* 175: 4-6.
- ; Briones, C. y De la Escosura, A. (2014). «Prebiotic systems chemistry: new perspectives for the origins of life». *Chem Rev* 114: 285-366.
- Sagan, L. (1967). «On the origin of mitosing cells». *Journal of Theoretical Biology* 14: 225-274.
- Schopf, J. W. (1993). «Microfossils of the early Archaean apex Chert: new evidence of the antiquity of life». *Science* 260: 640-646.
- Shechner, D. M. y Bartel, D. P. (2011). «The structural basis of RNA-catalyzed RNA polymerization». *Nat Struct Mol Biol* 18: 1036-1042.
- Solé, R. y Goodwin, B. (2002). *Signs of life: how complexity pervades biology*. Basic Books, Nueva York.
- Spang, A.; Saw, J. H.; Jørgensen, S. L.; Zaremba-Niedzwiedzka, K.; Martijn, J.; Lind, A. E.; Van Eijk, R.; Schleper, C.; Guy, L. y Ettema, T. J. (2015). «Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes». *Nature*, en prensa [doi: 10.1038/nature14447]
- Stetter, K. O. (1996). «Hyperthermophilic prokaryotes». *FEMS Microbiol Rev* 18: 149-158.
- Szostak, J. W. (2011). «An optimal degree of physical and chemical heterogeneity for the origin of life?» *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 366: 2894-2901.
- ; Bartel, D. P.; Luisi, P. L. (2001). «Synthesizing Life». *Nature* 409: 387390.
- Taylor, A. I.; Pinheiro, V. B.; Smola, M. J.; Morgunov, A. S.; Peak-Chew, S.; Cozens, C.; Weeks, K. M.; Herdewijn, P. y Holliger, P. (2015). «Catalysts from synthetic genetic polymers». *Nature* 518: 427-430.

- Trail, D.; Watson, E. B. y Tailby, N. D. (2011). «The oxidation state of Hadean magmas and implications for early Earth's atmosphere». *Nature* 480: 79-82.
- Tuerk, C. y Gold, L. (1990). «Systematic evolution of ligands by exponential enrichment: RNA ligands to bacteriophage T4 DNA polymerase». *Science* 249: 505-510.
- Urey, H. C. (1952). «On the Early Chemical History of the Earth and the Origin of Life». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 38: 351-363.
- Villarreal, L. P. (2005). *Viruses and the evolution of life*. ASM Press, Washington D.C.
- Wacey, D.; Kilburn, M. R.; Saunders, M.; Cliff, J. y Brasier, M. D. (2011). «Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia». *Nature Geoscience* 4: 698-702.
- Wächtershäuser, G. (1992). «Groundworks for an evolutionary biochemistry: the iron-sulphur world». *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 58: 85-201.
- (2003). «From pre-cells to Eukarya - a tale of two lipids». *Mol Microbiol* 47: 13-22.
- Whittaker, R. H. (1969). «New concepts of kingdoms or organisms. Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdoms». *Science* 163: 150-194.
- Wilde, S. A.; Valley, J. W.; Peck, W. H. y Graham, C. M. (2001). «Evidence from detrital zircons for the existence of continental crust and oceans on the Earth 4.4 Gyr ago». *Nature* 409: 175-178.
- Williams, T. A.; Embley, T. M. y Heinz, E. (2011). «Informational gene phylogenies do not support a fourth domain of life for nucleocytoplasmic large DNA viruses». *PLoS ONE* 6: e21080.
- ; Foster, P. G.; Cox, C. J. y Embley, T. M. (2013). «An archaeal origin of eukaryotes supports only two primary domains of life». *Nature* 504: 231-236.
- Wochner, A.; Attwater J. Coulson, A. y Holliger, P. (2011). «Ribozyme-catalyzed transcription of an active ribozyme». *Science* 332: 209-212.
- Woese, C. (1998). «The universal ancestor». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 6854-6859.
- (1967). *The Genetic Code: the molecular basis for gene expression*. Harper and Row, Nueva York.
- ; Fox, G. E. (1977). «Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74: 5088-5090.
- ; Kandler, O.; Wheelis, M. L. (1990). «Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 4576-4579.

Los humanos

- Abbate E. *et al.* «A one-million-year-old *Homo* cranium from the Danakil (Afar) depression of Eritrea». *Nature* 393, 458-460.
- Aiello L.; Dunbar (1993). «Neocortex size, group size, and the evolution of language». *Current Anthropology* 34, 184-193.
- ; Wheeler P. «Brains and guts in human and primate evolution: the expensive organ hypothesis». *Current Anthropology* 36, 199-221.
- Arsuaga J. L. *et al.* (2014). «Neandertal roots: Cranial and chropnological evidence from Sima de los Huesos». *Science* 344, 1358-1363.
- Asfaw B. *et al.* (1992). «The earliest Acheulan from Konso-Gardula». *Nature* 360, 732-735.
- Asfaw B. *et al.* (1999). «*Australopithecus garhi*: A new species of early hominid from Ethiopia». *Science* 284, 629-635.
- Asfaw B. *et al.* (2002). «Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia». *Nature* 416, 317-320.
- Berger G. W.; Pérez-González, A.; Carbonell, E.; Arsuaga, J. L.; Bermúdez de Castro, J. M. y Ku, T. -L. (2008). «Luminiscence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain». *Journal of Human Evolution* 55, 300-311.
- Berger L.R. *et al.* (2010). «*Australopithecus sediba*: A new species of Homo-like australopith from South Africa». *Science* 328, 195-204.
- Bermúdez de Castro, J. M. *et al.* (1997). «A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans». *Science* 276, 1392-1395.
- *et al.* (2013). «Continuity or discontinuity in the European Early Pleistocene human settlement: the Atapuerca evidence». *Quaternary Science Reviews* 76, 53-65.
- y Martínón-Torres, M. (2013). «A new model for the evolution of the human Pleistocene populations of Europe». *Quaternary International* 295, 102-112.
- Braüer, G. (1992). «Africa's place in the evolution of *Homo sapiens*». En: Braüer G., Smith F. H. (eds.). *Continuity or Replacement: Controversies in Homo sapiens Evolution*, pp. 83-89. Balkema, Rotterdam.
- Bromage, T. G. y Dean, M. C. (1985). «Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids». *Nature* 317: 585-527.
- Bruner, E. (ed.) (2015). *Human Paleoneorology. Springer Series in BioNeuroinformatics*, Vol 3.
- Brunet, M. *et al.* (1996). «The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad)». *Nature* 378, 273- 275.
- *et al.* (2002). «A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa». *Nature* 418, 145-152.
- Cann, R. L.; Stoneking, M. y Wilson, A. C. (1987). «Mitochondrial DNA and human evolution». *Nature* 325, 31-36.
- Carbonell, E.; Bermúdez de Castro, J. M.; Arsuaga, J. L.; Díez, J. C.; Rosas, A.; Cuenca-Bescós, G.; Sala, R.;

- Mosquera, M. y Rodríguez, X. P. (1995). «Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain)». *Science* 269, 826-830.
- *et al.* 2008. «The first hominin of Europe». *Nature* 452, 465-469.
- Ceirling, T. E. *et al.* (2010). «Comment on the Paleoenvironment of *Ardipithecus ramidus*». *Science*, DOI:10.1126/science.1185274.
- Cela-Conde, C. J. y Ayala, F. J. (2003). Genera of the human lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USAEUA*. 100, 7684-7689.
- Coppens, Y. (1994). «East Side Story: the origin of humankind». *Scientific American* 270, 62-69.
- Cubelos, B. *et al.* (2010). «Cux1 and Cux2 regulate dentritic branching, spine morphology, and synapses of the upper layer neurons of the cortex». *Neuron* 66, 523-535.
- Dart, R. 1925. «*Australopithecus africanus*: the man.ape of South Africa». *Nature* 115, 195-199.
- deMenocal, P. B. (1995). «Plio-Pleistocene African climate». *Science* 270, 53-58.
- DeSilva, J. M. y Lesnik, J. J. (2008). «Brain size at birth throughout human evolution: A new method for estimating neonatal brain size in hominins». *Journal of Human Evolution* 55, 1064-1074.
- Dunsworth, H. M.; Warrener A. G.; Deacon T.; Ellison P. T. y Pontzer H. (2012). «Metabolic hypothesis for human altriciality». *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109, 15212-15216.
- Evans, P. D. *et al.* (2006). «Evidence that the adaptive allele of brain size gene microcephalin introgressed into *Homo sapiens* from an archaic *Homo* lineage». *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103, 18178-18183.
- Franciscus, R. (2009). «When did the modern human pattern of childbirth arise? New insights from an old Neandertal pelvis». *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106, 9125-9126.
- Freidline, S. E. *et al.* (2013). «Evaluating developmental shape changes in *Homo antecessor* subadult facial morphology». *Journal of Human Evolution* 404, 404-423.
- Gabunia, L. y Vekua, A. (1995). «A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus». *Nature* 373, 509-512.
- *et al.* (2000). «Earliest Pleistocene Hominid Cranial Remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age». *Science* 288, 1019-1025.
- Gilber, W. H.; Asfaw, B. (eds.) (2008). *Homo erectus. Pleistocene evidence from the Middle Awash, Ethiopia*. University California Press, Ltd.: Berkeley.
- Greene, R. E. *et al.* (2010). «A draft sequence of the Neandertal genome». *Nature* 328, 710-722.
- Gunz P.; Neubauer S.; Maureille, B. y Hublin, J. -J. (2010). «Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans». *Current Biology* 20, R921-R922.
- Gunz P. *et al.* (2012). «A uniquely modern human pattern of endocranial development. Insights from a new cranial reconstruction of the Neandertal newborn from Mezmaiskaya». *Journal of Human Evolution* 62, 300313.
- Heinzelin, J. de *et al.* (1999). «Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri hominids». *Science* 284, 625-629.
- Haile-Selassie, Y. (2001). «Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia». *Nature* 412, 178-181.
- Haile-Selassie, Y. *et al.* (2004). «Late Miocene Teeth from Middle Awash, Ethiopia, and Early Hominid Dental Evolution». *Science*, 303, 1503-1505.
- Hawks, J. (2012). «Longer time scale for human evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109, 15531-15532.
- International Human Genome Sequencing Consortium. 2001. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* 409, 860-921.
- Irish, J.D. *et al.* (2013). «Dental morphology and the phylogenetic “place” of *Australopithecus sediba*». *Science* 340, 1233062-1-1233062-4.
- Jablonski, N. y Chaplin, G. (1993). «Origin of habitual terrestrial bipedalism in the ancestor of the Hominidae». *Journal of Human Evolution* 24, 259-280.
- Johanson, D. C.; White, T. D. y Coppens, Y. (1978). A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. *Kirtlandia* 28, 1-14.
- Johanson, D. C. y White, T. D. (1979). «A systematic assessment of early African hominids». *Sciences* 203, 321-330.
- Kimbel, W. H. *et al.* (1996). «Late Pliocene *Homo* and Oldowan tools from the Hadar Formation (Kada Hadar Member), Ethiopia». *Journal of Human Evolution* 31, 549-561.
- Kivell, T. L. y Schmitt, D. (2009). «Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knucklewalking ancestor». *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106, 14241-14246.
- Kopp, G. H. *et al.* (2014). «Out of Africa, but how and when? The case of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*)». *Journal of Human Evolution* 76, 154-164.
- Krings, M. *et al.* (1997). «Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans». *Cell* 90, 1-20.
- Lacruz, R. S.; Bermúdez de Castro, J. M.; Martínón-Torres, M.; Paine, M. L.; Carbonell, E.; Arsuaga, J. L. y Bromage T. G. (2013). «First evidence for modern human facial morphogenesis nearly one million years ago». *PLOS ONE* 8 (6), e65199.
- Laitman, J. T. (1984). «The anatomy of human speech». *Natural History* 93, 20-27.

- Lalueza-Fox, C. *et al.* (2011). «Genetic evidence for patrilineal mating behavior among Neandertal groups». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 108, 250-253.
- Leakey L. S. B.; Tobias P. V.; Napier J. R. 1964. «A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge». *Nature* 202, 7-9.
- Leakey, M. G. *et al.* (1995). «New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya». *Nature* 376, 565-571.
- *et al.* (2001). «New hominin genus from Eastern Africa shows middle Pliocene lineages». *Nature* 410, 433-440.
- Lewis, O. J. (1989). *Functional morphology of the evolving hand and foot*. Clarendon, Oxford.
- Lieberman, D. E. *et al.* (1999). «The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions». *Journal of Human Evolution* 36, 487-517.
- Lordkipanidze, D. *et al.* (2013). «A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early *Homo*». *Science* 342, 326-331.
- Lovejoy, C. O. (1981). «The origin of man». *Science* 211, 341-350.
- *et al.* (2009). «Combining prehension and propulsion: the foot of *Ardipithecus ramidus*». *Science* 326, 72e1-72e8
- *et al.* (2009). «The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*: the emergence of upright walking». *Science* 326, 71e1-71e6.
- Lumley, M. A. de; Lordkipanidze, D. (2006). «L'Homme de Dmanissi (*Homo georgicus*), il y a 1810000 ans». *Comptes Rendus Palevol* 5, 273-281.
- Martínez, I. *et al.* (2004). «Auditory capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 101, 9976-9981.
- Martinón-Torres, M. *et al.* (2007). «Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 104, 13279-13282.
- Martinón-Torres, M. *et al.* (2008). «Dental remains from Dmanisi: Morphological analysis and comparative study». *Journal of Human Evolution* 55, 249-273.
- Meyer, M. *et al.* (2013). «A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos». *Nature* 505, 403-406.
- McCollum, M. A. (1999). «The robust australopithecine face: A morphogenetic perspective». *Science* 284, 301-305.
- Miller, D. J. *et al.* (2012). «Prolonged myelination in human neocortical evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 109, 16480-16485.
- Mitchell, D. *et al.* (2009). «Homeothermy and primate bipedalism: is water shortage or solar radiation the main threat to baboon (*Papio hamadryas*) homeothermy». *Journal of Human Evolution* 56, 439-446.
- Neubauer, S. *et al.* (2010). «Endocranial shape changes during growth in chimpanzees and humans: A morphometric analysis of unique and shared aspects». *Journal of Human Evolution* 59, 555-566.
- Parés, J. M. y Pérez-González, A. (1995). «Paleomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca archaeological site, Spain». *Science* 269, 830-832.
- Pickering, R. *et al.* (2011). «*Australopithecus sediba* at 1,977 Ma and implications for the origins of the genus *Homo*». *Science* 333, 1421-1423.
- Rightmire, G. P. (2008). «Human evolution in the Middle Pleistocene: The role of *Homo heidelbergensis*». *Evolutionary Anthropology* 6, 218-227.
- Robson, S. L. y Wood, B. (2008). «Hominin life history: reconstruction and evolution». *Journal of Anatomy* 212, 394-425.
- Rosas, A. y Bermúdez de Castro, J. M. (1998). «On the taxonomic affinities of the Dmanisi mandible (Georgia)». *American Journal of Physical Anthropology* 107, 145-162.
- Rosenberg, K. y Trevathan, W. (2002). «Birth, obstetrics and human evolution». *BJOG: An International Journal of Obstetrics & Gynaecology* 109, 1199-1206.
- Scally, A. y Durbin, R. (2012). «Revising the human mutation rate: Implications for understanding human evolution». *Natural Review Genetics* 13, 745-753.
- Semaw, S. *et al.* (1997). «2.5-million-year-old Stone tools from Gona, Ethiopia». *Nature* 385, 333-336.
- Senut, B.; Pickford, M.; Gommery, D.; Mein, P.; Cheboi, K. y Coppens, Y. (2001). First hominid from the Miocene (Lkeino Formation, Kenya): C.R. Acad. Sci. Paris, *Sciences de la Terre/Earth and Planetary Sciences* 332, 137-144.
- Simpson, S.W. *et al.* (2008). «A female *Homo erectus* pelvis from Gona, Ethiopia». *Science* 322, 1089-1092.
- Skinner, M. M. *et al.* (2015). «Human-like hand use in *Australopithecus africanus*». *Science* 347, 395-399.
- Sokol, M. D. *et al.* (2007). «Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 104, 12265-12269.
- Sporer, F. *et al.* (2007). «Implications of new early *Homo* fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya». *Nature* 448, 688-691.
- Studel-Numbers, K. (2003). «The energetic cost of locomotion: humans and primates compared to generalized endotherms». *Journal of Human Evolution* 44, 255-662.
- Stringer, C. B. (1996). «Current issues in modern human origins». En: Meikle, E. W.; Howell, F. C. y Jablonski, N. G. (eds.), *Contemporary Issues in Human Evolution*, pp. 115-134. California Academy of Sciences, Mem 21.
- Stringer, C. B. y Andrews, P. (1988). «Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans». *Science* 239, 1263-1268.
- Susman, R. L. (1994). «Fossil evidence for early hominid tool use». *Science* 265, 1570-1573.

- Suwa, G. *et al.* (1997). «The first skull of *Australopithecus boisei*». *Nature* 389, 489-492.
- Tattersall, I.; Delson, E. y Van Couvering, J. (eds.) (1988). *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory*. Garland, Nueva York.
- Venkatamaran, V. V.; Kraft, T. S. y Dominy, N. J. (2013). «Tree climbing and human evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 110, 1237-1242.
- Villa, P. y Roebroeks, W. (2014). «Neandertal demise: An archaeological analysis of the modern superiority complex». *PLoS ONE*, 9: e96424.
- Walker, A. y Leakey, R. (1993). *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Springer-Verlag: Berlín.
- Walker A. *et al.* (1986). «2.5.Myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana». *Nature* 322, 517-522.
- Weaber, T. D. y Hublin J. J. (2009). «Neandertal birth canal shape and the evolution of human childbirth». *Proceedings of the national Academy of Sciences*, USA 106, 8151- 8156.
- Wheeler, P. E. (1991). «The influence of bipedalism on the energy and water budgets of early hominids». *Journal of Human Evolution* 21, 117-136.
- (1991). «The thermoregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments: the contribution of increased connective heat loss and cutaneous evaporative cooling». *Journal of Human Evolution* 21, 107-115.
- White, T. D. *et al.* (1993). «New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia». *Nature* 366, 261-265.
- *et al.* (2003). «Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia». *Nature* 423, 175-747.
- WoldeGabriel, G. *et al.* (2001). «Geology and paleontology of the late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia». *Nature* 412, 175-178.
- Wolpoff, M. H.; Wu, X. Z. y Thorne, A. G. (1984). «Modern *Homo sapiens* origins: A general theory of hominid evolution involving the fossil evidence from east Asia». En: Smith, F. H. y Spencer, F. (eds.), *The Origins of Modern Humans. A World Survey of the Fossil Evidence*, pp. 411-483. Alan R. Liss, Nueva York.
- Wood, B. (1992). «Origin and evolution of the genus *Homo*». *Nature* 355, 783-790.
- (1992). «Early hominid species and speciation». *Journal of Human Evolution* 22, 351-365.
- Wu, L. *et al.* (2010). «Human remains from Zhirendong, South China, and modern human emergence in East Asia». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 107, 19201-19206.
- Wynn, J. G. *et al.* (2013). «Diet of *Australopithecus afarensis* from the Pliocene Hadar Formation, Ethiopia». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 110, 10495-10500.

Notas

1. La palabra «planeta» viene directamente del griego *πλανήτης* (*planétes*), que significa «errante» o «vagabundo».
1. Para los lectores que prefieran unidades conocidas, un año-luz equivale a casi 10 billones de kilómetros, o a 63.000 veces la distancia de la Tierra al Sol. Por la magnitud de las cifras necesarias, no volveremos a intentar el ejercicio de convertir una de estas unidades «cósmicas» en unidades usuales.
2. La medida de distancias en cosmología es extremadamente compleja. El hecho de que la luz tarde en viajar de un punto a otro y que, mientras tanto, el propio Universo se expanda separando los puntos de origen y destino hace necesario definir varias formas de «distancia» diferentes. En este caso, como casi siempre en cosmología observacional, hemos usado la *distancia comóvil*, que en cierto modo absorbe en su definición la expansión del Universo.
3. La velocidad inducida por la expansión (el «flujo de Hubble») puede ser mayor que la velocidad de la luz, ya que no se trata de un movimiento local sino del inducido por la expansión del propio espacio —cada uno de los objetos está de hecho en reposo respecto al espacio en el que se encuentra—. Una explicación brillante de estas aparentes paradojas y de los conceptos relacionados con el horizonte observable a nivel popular está en Lineweaver y Davis (*Investigación y Ciencia*, mayo 2005).
4. La *época de Planck* es la primera y extremadamente breve fase de la historia del Universo. Aproximadamente corresponde a 10–43 segundos, y es la época en la que se supone que el Universo estaba dominado completamente por efectos cuánticos.
1. La temperatura en física se mide de modo habitual en escala absoluta, cuya unidad es el kelvin (K). Un kelvin equivale a un grado centígrado, pero se miden partiendo desde la temperatura del cero absoluto termodinámico (–273,15 °C), es decir $T(^{\circ}\text{C}) = T(\text{K}) - 273,15$. Cuando hablemos de temperaturas muy altas o lo hagamos de forma aproximada usaremos indistintamente «grados», «grados Celsius» o «kelvin» por comodidad, pero cuando sea necesario precisaremos la unidad en concreto.
2. El electromagnetismo es la bien conocida interacción relacionada con las cargas eléctricas, los campos magnéticos y la luz. Las interacciones nucleares fuerte y débil son responsables de la atracción que une a las partículas en los núcleos atómicos y de sus procesos de desintegración.
3. El principio de exclusión de Pauli es una de las leyes básicas de la mecánica cuántica, que fija que dos partículas de spin semientero (fermiones) no pueden en ningún caso compartir exactamente el mismo estado cuántico.
4. Pauli conseguiría el premio Nobel de Física en 1945 por el enunciado del principio de exclusión que lleva su nombre, descrito anteriormente en este mismo capítulo.
5. Por contraposición a las partículas de spin semientero, conocidas como *fermiones*, que siguen la estadística de Fermi-Dirac.
6. Se puede poner un límite a su vida media que es de casi un quintillón de años, muchos órdenes de magnitud superior a la vida del Universo.
7. La vida media (τ) de una partícula o átomo radiactivo es el valor medio de los tiempos que una muestra de ellos tardan en desintegrarse. No debe confundirse con el *período de semidesintegración* ($t_{1/2}$), que es el tiempo que se invierte hasta que la mitad de la muestra inicial se ha desintegrado. Ambas cantidades están ligadas por la fórmula $t_{1/2} = \ln(2) \tau$.
8. Se utiliza el término genérico «hadrones» para describir cualquier partícula formada por quarks, incluidos protones, neutrones, mesones y sus antipartículas.
9. El deuterio es un isótopo del hidrógeno que contiene en su núcleo un protón y un neutrón. Conocemos como *isótopos* a los átomos de un elemento que tienen igual número atómico pero diferente número de masa, es decir, el mismo número de protones en el núcleo pero diferente cantidad de neutrones. Las propiedades químicas y físicas de diferentes isótopos de un mismo elemento son casi idénticas, a excepción por supuesto de la masa atómica.
10. El contenido medio de materia del Universo hoy en día es solamente 5 átomos de hidrógeno por metro cúbico, un vacío muchísimo más intenso que el que se puede conseguir en los laboratorios terrestres. Una densidad mil millones de veces superior, aunque parezca un número enorme, corresponde sólo a un gramo de materia repartido en un cubo de cinco kilómetros de lado.
11. En ocasiones se lee «el tamaño del Universo» para referirse a este concepto, pero recordemos que hemos explicado que el Universo es infinito en el presente y lo ha sido desde el principio. Por ello se usa como referencia una escala característica de tamaño (supongamos, por ejemplo, la distancia entre dos galaxias suficientemente lejanas) y se mide la expansión del Universo a partir de ella.
12. Un cuerpo que absorbe y emite la radiación de modo ideal y que se encuentra a una temperatura dada se conoce en física como *cuerpo negro*. A cada temperatura de un cuerpo negro corresponde una longitud de onda

característica a la que emite el máximo de radiación. Como acabamos de decir, un cuerpo a 3 K emite en microondas. Un cuerpo a temperatura ambiente (25 °C, 300 K) emite en el infrarrojo. Un cuerpo a miles de grados emite luz visible, como estamos acostumbrados a ver en metales muy calientes o en las capas externas del Sol.

1. Por ejemplo, sabemos que la densidad de galaxias activas era mayor en el pasado, y que la proporción entre galaxias elípticas/espinales/irregulares ha cambiado con el tiempo.

2. No obstante, el propio Einstein le expresó a Lemaître su disgusto inicial ante este modelo con la famosa frase «sus ecuaciones son correctas, pero su física es abominable».

3. Cabe recordar aquí que el Observatorio Vaticano, desde su sede en Roma, mantiene un activo y moderno programa de observación y teoría en cosmología observacional.

4. Humason es uno de los personajes más interesantes de la cosmología en los inicios del siglo xx. Hombre sin estudios, comenzó a trabajar en el Observatorio de Monte Wilson como encargado del transporte de material a la montaña (utilizando recuas de mulas) y posteriormente como conserje. Se ofreció voluntario para trabajar como asistente nocturno, y mostró un talento especial para el manejo de la instrumentación astronómica. Se convirtió en uno de los mejores y más cuidadosos observadores de la plantilla, y en colaborador de Edwin Hubble durante muchos años, hasta su jubilación.

5. Henrietta Swan Leavitt era una astrónoma americana que trabajó en el Observatorio de Harvard desde 1893 hasta su muerte, en 1921. En su época se contrataba a las mujeres con el fin primordial de realizar tareas repetitivas de cálculo y análisis de imágenes, que se suponía realizaban de modo más atento que los hombres —y, ciertamente, a cambio de un sueldo menor—. Swan Leavitt demostró su habilidad en estas tareas y realizó también análisis mucho más profundos. Estudió las estrellas variables cefeidas y descubrió la relación período-luminosidad, que desde entonces permite medir con precisión distancias a objetos extragalácticos. Una preciosa y desenfadada versión de su vida puede seguirse, gracias a la tarea del equipo de divulgación científica del Instituto de Astrofísica de Andalucía, en <http://henrietta.iaa.es/el-diario-secreto-de-henrietta-sleavitt>

6. En astronomía se mide el brillo observado de los objetos celestes a partir de su magnitud aparente, un número que es mayor para objetos menos brillantes. Así, Venus en su máximo de brillo se acerca a magnitud -5 y Sirio, la estrella más brillante del cielo, tiene magnitud aproximada $-1,5$. El límite visual en condiciones óptimas de observación es magnitud 6. La combinación de un buen telescopio de aficionado y una cámara fotográfica moderna permite alcanzar fácilmente magnitud 20. La magnitud absoluta, en cambio, es una medida de la luminosidad intrínseca de un objeto celeste. Para calcularla se estima cuál sería la magnitud aparente de ese objeto si estuviera a una distancia de 10 parsecs (equivalente a 32,6 años-luz). Dadas ambas definiciones es fácil entender que, si se conoce para un mismo objeto su magnitud aparente (observada) y su magnitud absoluta (deducida de alguna otra propiedad), es posible calcular la distancia a la que se encuentra.

7. En concreto resulta particularmente notoria, por tener longitudes de onda en el rango visible, la conocida como serie de Balmer, cuyas líneas principales son $H\alpha$ a 656,3 nm, $H\beta$ a 486,1 nm, $H\gamma$ a 434,1 nm, y $H\delta$ a 410,2 nm. Estas cuatro longitudes de onda corresponden a colores que para nuestros ojos van del rojo intenso al azul turquesa, azul marino y violeta.

8. Veremos enseguida que, en realidad, el corrimiento al rojo observado en los espectros de galaxias lejanas se debe a la propia expansión del Universo y no debe confundirse con un efecto Doppler, aunque la interpretación física sea similar.

9. No fue hasta 1923, con el descubrimiento por parte de Edwin Hubble de estrellas variables cefeidas individuales en Andrómeda, cuando se estableció con seguridad que algunas de las «nebulosas» que se observaban en el cielo eran en realidad galaxias como la nuestra.

10. El parsec es una unidad de distancia astronómica que, como tantas otras, tiene un origen histórico y se conserva por tradición. Es la distancia a la cual la paralaje anua observada de un objeto celeste sería de un segundo de arco. La paralaje anua es el desplazamiento aparente en el cielo que sufre un objeto por el hecho de observarlo desde extremos opuestos de la órbita de la Tierra alrededor del Sol. Un parsec equivale a aproximadamente 3,26 años-luz.

11. En la escala cósmica la gravedad es la única fuerza que importa. Las fuerzas nuclear fuerte y nuclear débil son de muy corto alcance y afectan sólo escalas de tamaño atómico o nuclear. La fuerza electromagnética es de alcance comparable a la de la gravedad, pero los cuerpos macroscópicos que observamos en el Universo son siempre casi perfectamente neutros desde el punto de vista eléctrico. Sin embargo, el electromagnetismo es la fuerza que rige toda la química que protagonizará (por sí misma o en su encarnación biológica) las secciones segunda y tercera de este libro.

12. A lo largo de su vida Albert Einstein fue ciudadano alemán (de diversas repúblicas y reinos dentro del estado alemán), apátrida, suizo, austríaco y estadounidense.

13. La velocidad de escape es aquélla a la que se debe lanzar un objeto verticalmente para asegurar que pueda escapar del pozo gravitatorio de otro cuerpo. Si ignoramos el rozamiento del aire y cualquier otro efecto no puramente gravitatorio, en la superficie de la Tierra es de poco más de 11 km/s.

14. Toda esta explicación se refiere exclusivamente a nuestro propio Universo, en el que diferentes observadores potenciales podrían ocupar esferas observables distintas o incluso totalmente disjuntas. Un caso mucho más extremo es el propuesto por los partidarios de la teoría del Multiverso, en el que todo nuestro Universo sería sólo un caso particular entre una infinitud de universos diferentes que se desarrollarían en paralelo.

15. La sonda europea Planck, llamada así en homenaje al físico alemán pionero de la teoría cuántica Max Planck, realizó entre 2009 y 2013 el mapa más detallado de la radiación cósmica de fondo. Hablaremos con más detalle

de esas observaciones en un próximo apartado.

[16.](#) Se debe señalar aquí particularmente al equipo guiado por Wendy Freedman, responsable de un programa a largo plazo con el Telescopio Espacial Hubble (Freedman *et al.* 2001). Utilizando estrellas cefeidas como primer peldaño y hasta cinco métodos diferentes de medida de distancias, obtuvieron un valor de $H_0 = 72 \pm 8$ km/s/Mpc.

[17.](#) Por ejemplo, la masa crítica del Uranio-233 es de unos 15 kilogramos, y la del Plutonio-238 es de unos 10 kilogramos.

[18.](#) Habitualmente, alguno de los isótopos pesados del hidrógeno como son el deuterio y el tritio, o también otros elementos ligeros como el litio.

[19.](#) Hans Bethe contribuyó posteriormente al trabajo del grupo. Su participación, aunque ciertamente fruto de la ocurrencia de Gamow, no fue exclusivamente a título de broma, ya que era uno de los mayores expertos de la época en física nuclear y había descubierto y calculado las ecuaciones que rigen la producción de energía en las estrellas de tipo solar y más masivas.

[20.](#) William Thomson, primer barón Kelvin (1824-1907), fue el primero en determinar con precisión la temperatura del cero absoluto y realizó muchos otros trabajos en termodinámica. La escala absoluta de temperaturas lleva su nombre.

[21.](#) Precisamente cuando este libro entraba en su fase de producción se publicó la que posiblemente sea la primera evidencia sólida de detección de estrellas de población III en una galaxia lejana (Sobral *et al.*, 2015).

[22.](#) «Synthesis of the Elements in Stars» («Síntesis de los elementos en las estrellas»), publicado en *Reviews of Modern Physics*, vol. 29, pág. 547. Entre los astrónomos es mucho más conocido por las siglas de sus autores, «B2FH».

[23.](#) La energía de enlace de los electrones del átomo de helio es más alta que la del hidrógeno, por tanto, los átomos de helio se formaron antes que los de hidrógeno, cuando el Universo tenía aproximadamente 130.000 años. Además, la proporción de átomos de helio ante los de hidrógeno es de 1 a 12, por lo que su influencia en este proceso es mucho menor.

[24.](#) En realidad, y si ignoramos el hecho de que el primer valor está redondeado, serían 13.800 millones de años menos 380.000 años.

[25.](#) Un cuásar (QSO, núcleo galáctico activo o galaxia activa son otros nombres utilizados para la misma familia de objetos) es un objeto celeste que emite enormes cantidades de energía de modo fuertemente variable en prácticamente todos los rangos del espectro electromagnético, desde los rayos gamma hasta las radioondas. Hoy en día se sabe que la fuente de la emisión son agujeros negros supermasivos (hasta varios millones de veces la masa del Sol) que residen en los centros de muchas galaxias. El material que cae hacia ellos se calienta a inmensas temperaturas y provoca los fenómenos de emisión observados.

[26.](#) Los neutrinos se desacoplaron de la mezcla de materia y radiación cuando el Universo tenía 1 segundo de vida. Si algún día se desarrollan técnicas capaces de detectar esos neutrinos, un mapa de su distribución y energías nos permitiría observar directamente el Universo en esa época.

[27.](#) Una excelente descripción y análisis de estos trabajos, hecha por el cosmólogo canadiense Jim Peebles, uno de los protagonistas del descubrimiento del fondo cósmico de microondas, está disponible en la bibliografía (Peebles 2013, en inglés).

[28.](#) La traducción al castellano de sus títulos sería, respectivamente, «Radiación cósmica de cuerpo negro» y «Una medida de exceso de temperatura de antena a 4.080 MHz». Ambos artículos son accesibles en la red en sus versiones originales gracias a los servicios de NASA (ver bibliografía).

[29.](#) Merece la pena señalar que en el trabajo de Dicke y sus colaboradores se da un peso especial a un modelo alternativo, en el que Dicke había investigado durante años. En este modelo no existiría una singularidad inicial, sino que el Universo oscilaría atravesando una fase de expansión seguida de una de compresión extrema, para dar lugar a una nueva expansión. En su momento de máxima compresión las temperaturas y presiones serían suficientemente altas para producir las mismas reacciones nucleares de las que ya hemos hablado.

[30.](#) Recordemos que, en la escala cósmica, la gravedad es la única fuerza capaz de actuar, y que es siempre atractiva.

[31.](#) Originalmente su nombre era MAP, aunque fue rebautizada para incluir en su nombre un homenaje a David Todd Wilkinson, uno de los líderes del proyecto, cuando falleció en 2002.

[1.](#) La leyenda en el campo de la astronomía mantiene que Zwicky acuñó uno de los insultos favoritos de los físicos: el «cabrón esférico» (*spherical bastard*), la categoría de esas personas que son igual de cabronas sin que importe desde qué ángulo las mires.

[2.](#) Las candelas estándar (*standard candles*, en inglés) representan otro de los ideales buscados por los astrónomos. Se utiliza este nombre para cualquier tipo de fenómeno u objeto en el cielo que emita una cantidad total de energía fija o que se pueda calcular con precisión a partir de las observaciones. Este tipo de objetos permiten medir con precisión la distancia a la que se encuentran, que es uno de los problemas principales a los que se enfrentan los astrónomos. Ya hemos encontrado anteriormente, por ejemplo, las estrellas variables cefeidas, cuya relación entre período y luminosidad fue descubierta por Henrietta Swan Leavitt.

[3.](#) Estrictamente, podemos calcular de modo sencillo la masa del Sol al ser mucho mayor que la de los planetas.

[4.](#) La fórmula matemática dice que T^2/R^3 es una constante, es decir, hay una relación proporcional entre el cuadrado del período (el «año» del planeta) y el cubo de su distancia al Sol.

[5.](#) Efectivamente, esto puede haber ocurrido innumerables veces en la historia del cúmulo, y precisamente por

esto las galaxias centrales suelen ser particularmente masivas.

6. Originalmente publicado en alemán en la revista *Helvetica Physica Acta*. En 1937 publicó un análisis más completo en inglés en la revista *The Astrophysical Journal*. Cabe destacar que en el mismo trabajo Zwicky sugirió la posibilidad de observar lentes gravitacionales, y que éstas se podrían usar para «pesar» con gran precisión galaxias y cúmulos de galaxias: una idea que sólo se empezó a explotar de modo habitual a finales del siglo xx gracias a las imágenes del Telescopio Espacial Hubble, y que aún hoy es el método más preciso para estimar masas de objetos a distancias cósmicas.

7. Fue, de hecho, la primera mujer autorizada a utilizar los instrumentos del Observatorio de Monte Palomar, en 1965.

8. Trabajo original disponible en la bibliografía.

9. Entre los proyectos principales ya realizados que han estudiado estos objetos compactos cabe nombrar EROS (*Expérience pour la Recherche d'Objets Sombres*), MACHO (*Massive Compact Halo Object search*) y OGLE (*Optical Gravitational Lens Experiment*).

10. Entre nuestra bibliografía se puede encontrar una breve nota escrita por Mario Hamuy donde se describe la importancia del programa Calán/Tololo (Hamuy 2011).

11. «Observational Evidence from Supernovae for an Accelerating Universe and a Cosmological Constant» por Riess *et al.*, 1998, *The Astronomical Journal*, 116, 1009; y «Measurements of Omega and Lambda from 42 High-Redshift Supernovae» por Perlmutter *et al.*, 1999, *The Astrophysical Journal*, 517, 565.

12. «Detection of the Baryon Acoustic Peak in the Large-Scale Correlation Function of SDSS Luminous Red Galaxies», *The Astrophysical Journal* 2005, 633, 560. Utilizaron una muestra de más de 45.000 galaxias repartidas en casi 4.000 grados cuadrados del cielo, hasta una profundidad equivalente a un tercio de la edad del Universo.

13. «The 2dF Galaxy Redshift Survey: Power-spectrum analysis of the final dataset and cosmological implications», *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society* 2005, 362, 505. Su muestra contenía unas 220.000 galaxias distribuidas en un área de 2.000 grados cuadrados en el cielo, hasta una profundidad aproximada del 20% de la edad del Universo.

14. Recordemos que el *redshift*, o corrimiento al rojo, mide el desplazamiento espectral de la luz, asociado a la expansión del Universo. Los objetos más distantes emitieron su luz en el pasado más lejano, y su luz ha padecido un corrimiento al rojo mayor. Por eso los astrónomos utilizan el *redshift* como magnitud que se traduce en una medida de distancia.

15. El proyecto BOSS (*Baryon Oscillation Spectroscopic Survey*) ha observado la correlación que presenta la distribución de hidrógeno neutro en el medio intergaláctico a *redshift* $z \sim 2,5$, detectándola en absorción sobre los espectros de cuásares aún más lejanos. Ver Busca *et al.* (2013).

1. Datos tomados del artículo de la colaboración Planck titulado «Planck 2013 results. XVI. Cosmological parameters» de Ade *et al.* (2014).

1. El principio de mediocridad está relacionado directamente con el ya nombrado principio de Copérnico, que ha apartado a nuestro planeta sucesivamente de cualquier punto privilegiado del Sistema Solar, de la Galaxia o del Universo.

2. El cénit es el punto de la esfera celeste que se encuentra, en un momento dado, justo encima de nuestra cabeza. El nadir es el punto exactamente opuesto, que está bajo nuestros pies.

3. Sí, los astrónomos, como cualquier comunidad de nuestros días, tienen blogs, foros y redes sociales. Todas ardieron durante semanas con comentarios sobre este tema, y poco a poco fueron pasando en general del asombro a la duda y a la crítica (siempre profesional, pero a veces despiadada).

4. Una simulación informática de dicha colisión se puede ver en http://www.nasa.gov/mission_pages/hubble/science/milky-way-collide.html

1. Durante las primeras fases de la vida del Universo, superada la fase inflacionaria, el efecto de la aceleración inducida por la constante cosmológica era totalmente despreciable, y los procesos de formación de estructuras estaban guiados sólo por la acción de la gravedad.

2. *Laniakea* significa, en hawaiano, «cielo inabarcable». El artículo original es Tully *et al.* (2014). Una visualización espectacular de estos datos se puede disfrutar en <https://vimeo.com/104910552>

3. Recordemos que el esquema de clasificación de galaxias diseñado por Edwin Hubble incluye las galaxias *elípticas* (de forma aproximadamente elíptica, con poblaciones estelares envejecidas, muy bajo contenido de gas y polvo, y sin detalles morfológicos dignos de mención) y las *espirales* (con un núcleo central, un disco aplanado en el que puede haber brazos en forma espiral y una barra central, y que contienen gas, polvo y estrellas jóvenes). Es habitual utilizar el término inglés *grand design spirals* («espirales de gran diseño») para referirse a galaxias con estructura espiral y brazos especialmente bien marcados e intensos. Tanto este tipo de galaxias como las elípticas más grandes corresponden a los objetos dinámicamente más complejos y masivos, que dominan el Universo presente pero que no existían en el pasado. Hoy conocemos también gran cantidad de galaxias *irregulares*, que no encajan en ninguna de las dos clases anteriores y son mucho más abundantes cuanto más nos remontamos hacia el pasado.

4. Eso quiere decir que la imagen que vemos de esta galaxia corresponde al momento en que el Universo tenía apenas 2.000 Ma de vida, menos del 15 % de su edad actual.

5. La Ley de Moore se refiere al incremento que la capacidad de computación experimenta con el paso del tiempo, que se puede aproximar diciendo que se duplica aproximadamente cada dos años. Adopta diversas formas, referidas por ejemplo al número de transistores (semiconductores) que se agrupan en un área constante, el

número de operaciones por segundo, la capacidad de memoria, o cualquiera de las anteriores normalizada a la unidad monetaria. Esta ley, evidentemente empírica, lleva cumpliéndose de modo aproximado desde los años setenta del siglo pasado.

6. Millennium XXL necesitó 12.000 procesadores y el equivalente a 300 años de cálculo. Es posible «visitar» el Universo simulado en la página del Instituto Max Planck de Múnich: <http://galformod.mpa-garching.mpg.de/mxxlbrowser/>. Es también interesante observar la galería de imágenes y vídeos de la simulación Illustris (ejecutada en 2014 utilizando 12.000 millones de partículas) disponible en <http://www.illustris-project.org/media/>

7. Existen excelentes catálogos disponibles en internet que permiten seguir de modo continuamente actualizado los datos de los exoplanetas conocidos. Algunos de ellos son <http://exoplanetarchive.ipac.caltech.edu/>, <http://www.exoplanet.eu/> o <http://www.openexoplanetcatalogue.com/>

8. La unidad astronómica (*Astronomical Unit*, AU) es la unidad de longitud habitual en los estudios del Sistema Solar. Equivale a la distancia media de la Tierra al Sol, unos 150 millones de kilómetros.

9. Una micra es una milésima de milímetro, 10⁻⁶ metros. En el caso particular del Sistema Solar aparecen granos de polvo de mayor tamaño, hasta del orden de un milímetro, pero esto se debe a que ese polvo ya ha sido procesado durante la formación del disco protoplanetario, como explicaremos a continuación.

10. Existen laboratorios que mantienen listas actualizadas de las moléculas que han sido observadas en el espacio. Ver, por ejemplo, <http://www.astro.uni-koeln.de/cdms/molecules>

11. Aunque totalmente imperceptible en nuestra escala, la luz (en general, la radiación electromagnética de cualquier rango) ejerce presión sobre los objetos que la reciben. Se han desarrollado y puesto a prueba prototipos de *velas solares* capaces de aprovechar esta radiación procedente de nuestra estrella para viajar por el Sistema Solar.

12. A pesar de que sea casi imperceptible, el bombardeo de restos del Sistema Solar primitivo sobre la Tierra no ha cesado. Aproximadamente 100 toneladas de material entran a la atmósfera de la Tierra cada día procedentes del Sistema Solar. La inmensa mayoría lo hace en forma de polvo o de partículas minúsculas, cuyo único efecto sería generar estrellas fugaces. Ocasionalmente objetos de tamaño apreciable provocan *meteoros* o *bólidos* observables incluso durante el día, fragmentos de los cuales pueden llegar hasta la superficie terrestre: son los *meteoritos*.

13. Aún hoy la Luna se aleja de la Tierra a una tasa de 3,8 centímetros al año.

1. Una reacción oscilante muy estudiada es la de *Beloúsov-Zhabotinski*, descubierta independientemente por Borís P. Beloúsov y Anatol Zhabotinski a mediados del siglo xx. Consiste en la oxidación del ácido malónico por bromato en un medio ácido, y constituye un caso claro de auto-organización en un sistema puramente químico.

2. De forma simplificada podemos afirmar que en la naturaleza no se realiza ningún proceso que contravenga las leyes de la termodinámica (es decir, que sea imposible desde el punto de vista energético), y entre los procesos viables observamos los que poseen una cinética (es decir, una velocidad de reacción) suficientemente rápida como para impedir la degradación de los sustratos antes de que interaccionen entre sí. Las moléculas o los sistemas *catalizadores* aumentan la velocidad de los procesos termodinámicamente viables, gracias a la disminución de la energía de activación necesaria para que los sustratos inicien la reacción. Los catalizadores suelen funcionar proporcionando un entorno molecular adecuado para la reacción, y éstos pueden ser inorgánicos (por ejemplo, iones metálicos o ciertas superficies minerales), orgánicos (distintos tipos de moléculas basadas en carbono, más o menos complejas) o biológicos (enzimas proteicas y ribozimas).

3. La *astrobiología* es una disciplina científica surgida a finales del siglo xx que, mediante una aproximación interdisciplinar, intenta responder a preguntas relacionadas con el origen y evolución de la vida en la Tierra, así como su posible existencia en otros lugares del Universo. En ocasiones este término se considera equivalente a otros como *exobiología* o *bioastronomía*.

4. La capa superior de nuestro planeta posee en la actualidad un espesor comprendido entre los 5 km de la corteza oceánica y los 70 km en las regiones montañosas de los continentes. Por su parte, la profundidad media de los océanos es cercana a los 4 km. La corteza terrestre supone tan sólo un 0,4% de la masa total del planeta.

5. Como se expuso en la primera sección del libro, con excepción de los átomos de hidrógeno (que provienen de la etapa de nucleosíntesis primordial) todos los demás átomos que constituyen los seres vivos se formaron en el interior de una estrella que explotó como una supernova antes de que se originara el Sistema Solar. Por tanto, debemos nuestra vida a la muerte de una estrella. O, en palabras del siempre sugerente Carl Sagan: «Somos polvo de estrellas».

6. Las moléculas que, debido a su polaridad, tienen afinidad por el agua y se disuelven bien en ella se denominan *hidrófilas*. Por el contrario, las sustancias apolares no poseen afinidad por el agua: son *hidrófobas*. Existen también moléculas que contienen una zona polar y otra apolar, por lo que se denominan *anfifílicas*. En un medio acuoso, tales moléculas (por ejemplo, los lípidos) se disponen de forma que sus zonas polares quedan en contacto con el agua, mientras que las apolares se alejan de ella. Esto conduce a la formación espontánea de estructuras como bicapas, micelas o vesículas, que resultan fundamentales para la formación de los compartimentos necesarios para la vida.

7. Se denomina *potencial de hidrógeno* (o *pH*) a la medida de la acidez o alcalinidad de una solución. El valor de pH (en una escala teóricamente infinita, pero que habitualmente se utiliza entre valores de 0 y 14) es inversamente proporcional a la concentración de cationes H⁺ (en su forma hidratada, H₃O⁺), por lo que un pH menor de 7 es ácido, pH = 7 es neutro, y valores mayores son básicos o alcalinos.

8. El descubrimiento de la estructura del DNA se basó en estas equivalencias de bases observadas por Erwin Chargaff, en los datos de difracción de rayos X obtenidos por Rosalind E. Franklin y Maurice H. F. Wilkins, y en la síntesis de todas las evidencias experimentales que realizaron James D. Watson y Francis H. C. Crick en 1953.

9. Comparando la genética con el lenguaje podríamos decir que, si los nucleótidos son letras, los exones equivalen a palabras y los genes serían frases. Así, en una organización en la que es tan importante la semántica como la gramática, el genoma de un virus lo podríamos identificar con un poema, el de una bacteria con una novela, y el de un animal o una planta con una enciclopedia en la que cada cromosoma sería uno de sus tomos.

10. Por debajo de los tres grandes dominios, los seres vivos se clasifican en función de los criterios establecidos por la *Taxonomía*, disciplina de la biología sistemática que se ocupa de ordenar de forma jerárquica los organismos en *taxones* o grupos. Las bases de la taxonomía actual fueron establecidas por el naturalista sueco Carl Linneo, en su enciclopédica obra *Systema naturae*, en cuyas ediciones publicadas entre 1735 y 1758 se clasificaban todas las especies de animales y plantas conocidas hasta el momento. Podemos mostrar un ejemplo de los principales taxones empleados en la actualidad al clasificar a una bacteria muy conocida, que en su notación binomial (también debida a Linneo) llamamos *Escherichia coli* (abreviada como *E. coli*): dominio Bacteria, phylum *Proteobacteria*, clase *Gammaproteobacteria*, orden *Enterobacteriales*, familia *Enterobacteriaceae*, género *Escherichia*, especie *coli*. El taxón de mayor rango por debajo de dominio (phylum o, en plural, phyla) se utilizará con frecuencia a lo largo de esta sección del libro.

1. La interesante historia de cómo el origen de la microscopía permitió descubrir los microorganismos está muy bien descrita (junto con el posterior desarrollo de la microbiología) en el libro *Los cazadores de microbios*, de Paul de Kruif.

2. La primera esterilización combinando temperatura y presión (proceso que desde entonces se llamaría *pasteurización* en honor a su inventor) se realizó precisamente en 1864. Esa forma óptima de destruir todos los gérmenes en los fluidos, unida a la *esterilización a la llama* de los materiales científicos o quirúrgicos, inauguraron la era de la *asepsia* en medicina, que desde entonces ha salvado la vida a millones de personas. Este extraordinario avance de Pasteur, quien pasaría a la historia como el iniciador de la edad de oro de la microbiología y padre de la teoría germinal de las enfermedades infecciosas, es un buen ejemplo de cómo en realidad no existe una división entre *ciencia básica* y *ciencia aplicada*: existe la ciencia... y sus aplicaciones.

3. El término *biodiversidad* es en realidad mucho más moderno, pues fue acuñado en 1984 por Edward O. Wilson, entomólogo y padre de la sociobiología.

4. Las mismas limitaciones son aplicables a los *sulfobios* sintetizados poco después por Alfonso L. Herrera a partir de agua e hidrocarburos (como se describirá más adelante), así como a las *microesferas de proteínoides* propuestas por Sydney W. Fox varias décadas más tarde. Por tanto, aunque estos modelos pueden sugerir interesantes formas de asociación de macromoléculas, no se consideran en la actualidad entidades proto-celulares plausibles.

5. Durante un congreso celebrado en 1967, varios científicos encabezados por Oparin, Fox y Ponnampertuma decidieron formar una sociedad científica interdisciplinar dedicada al estudio de los diferentes aspectos relacionados con el origen de la vida. Seis años después, en un congreso organizado en Barcelona por Oró, se constituyó oficialmente la Sociedad Internacional para el Estudio de los Orígenes de la Vida (ISSOL, por sus siglas en inglés), de la que Oparin fue su primer presidente.

1. En rigor, *todo* el agua de nuestro planeta tiene un origen extraterrestre, ya que parte de los protoplanetas que lo formaron por acreción contenían importantes cantidades de hielo y rocas hidratadas. Con la imagen del vaso nos referimos a la proporción de agua que llegó aquí después de que, hace 4.570 Ma, la Tierra estuviera ya formada.

2. El zircón es silicato de zirconio, un mineral formado como primer producto de cristalización del magma cuando se enfría en superficie, y que resulta muy resistente a la alteración posterior.

3. El término se acuñó por condensación de *formaldehído* y *aldosa*, siendo esta última la denominación general de los monosacáridos o azúcares simples.

4. Actualmente conocemos al menos un reactor prebiótico natural similar a éste utilizado por Miller en su laboratorio: la atmósfera de Titán, uno de los satélites de Saturno. Los análisis de la composición de su atmósfera efectuados desde telescopios en la Tierra (y también *in situ*, gracias a la llegada de la misión Cassini-Huygens en 2004) han mostrado que está formada por aproximadamente un 98,5% de N₂ y casi un 1,5% de CH₄, junto a trazas de otras moléculas como etano (CH₃–CH₃) o HCN. Estos gases están implicados en ciclos fotoquímicos de producción (gracias a la energía aportada por el Sol y por el campo magnético de Saturno) de un variado repertorio de moléculas orgánicas. Por tanto, se considera que la atmósfera de Titán podría constituir un inmenso laboratorio de química prebiótica, que quizá llegue a originar sistemas vivos dentro de unos cientos de millones de años.

5. Se ha calculado, a través de la cuantificación de muestras recogidas en la Antártida, que cada día llegan a la superficie de nuestro planeta 400 toneladas de polvo interplanetario, en forma de partículas de diámetro menor que una décima de milímetro.

6. Los *estereoisómeros* de una molécula son las distintas configuraciones tridimensionales que ésta puede presentar si contiene al menos un átomo de carbono *asimétrico*, llamado así cuando está unido a cuatro ligandos diferentes (por ejemplo, el carbono central del aminoácido alanina es asimétrico porque está unido a un H y a grupos CH₃, NH₃ y COOH). Los *enantiómeros* o *isómeros ópticos* son un tipo de estereoisómeros dotados de *quiralidad*. Las moléculas con un solo carbono asimétrico (como los aminoácidos o la ribosa) presentan dos enantiómeros, denominados L (por la locución latina *levo*) y D (de *dextro*). Los enantiómeros son moléculas con actividad óptica, es decir, una disolución de cada una de ellas desvía hacia un lado opuesto el plano de la luz polarizada

linealmente: el enantiómero será *levógiro* si lo desvía hacia la izquierda, y *dextrógiro* si lo hace hacia la derecha. No obstante, la determinación experimental del carácter levógiro o dextrógiro de un enantiómero no tiene por qué coincidir con que su configuración sea L o D.

7. En este caso se trataría de *las gotitas de aceite* que flotan en ella, lo que resulta un buen símil ya que en realidad el ácido oleico, tan apreciado en la dieta mediterránea, es un ácido graso de 18 átomos de carbono.

1. Posteriormente, algunos autores han propuesto que el aminoácido histidina, fundamental para la función catalítica realizada por gran parte de las enzimas proteicas, pudo originarse a partir de un ribonucleótido catalítico. Esto ayudaría a resolver un problema abierto en el ámbito del origen de la vida, puesto que la histidina no se origina con facilidad en los experimentos tradicionales de química prebiótica, y no se ha encontrado en las condritas carbonáceas analizadas hasta la fecha.

2. Desde su descubrimiento por Phillip A. Sharp y Richard J. Roberts en la década anterior, los intrones se habían considerado zonas sin función alguna para la expresión de la información codificada en los genes que los contenían.

3. La RNasa P es un agregado formado por una molécula de RNA y una pequeña proteína, que cataliza en todos los seres vivos el procesamiento de uno de los extremos de los precursores del tRNA.

4. Aunque el código genético es universal (en realidad, *casi* universal, pues existen algunas excepciones a su uso), en los casos en que distintos codones codifican un mismo aminoácido, diferentes seres vivos tienen preferencia por utilizar uno u otro codón. Es decir, a lo largo de la evolución cada linaje ha ido *personalizando* el uso de ese código que quedó fijado durante el Mundo RNA.

5. Ese mismo año se logró determinar la estructura del ribosoma bacteriano a muy alta resolución, gracias a los estudios de difracción de rayos X a partir de ribosomas cristalizados. En estos trabajos participaron principalmente los grupos de Ada E. Yonath, Thomas A. Steitz y Venkatraman Ramakrishnan.

6. Como se comentará en el capítulo 8, las secuencias de los rRNAs se parecen mucho entre todos los organismos, por lo que en filogenia molecular se utilizan como el mejor sistema con el que medir el parentesco entre especies de los tres linajes.

7. Un aspecto importante para la aparición de funciones bioquímicas en el RNA es la propiedad conocida como *degeneración genotipo-fenotipo*: secuencias muy distintas de RNA pueden plegarse en la misma estructura y realizar la misma función. Así, sin comprometer la estructura funcional de una molécula de RNA, la evolución ha podido explorar mutacionalmente todas las secuencias que la originan (y que forman lo que se denomina una *red neutral*). Esto confiere a cualquier población formada por moléculas de RNA una gran robustez (un buen número de mutaciones no tendrán efecto fenotípico) y a la vez capacidad evolutiva.

1. El sistema de clasificación de virus establecido por el Comité Internacional de Taxonomía de Virus (ICTV) contempla cinco niveles jerárquicos o taxones: especie (definida como un grupo de virus con un linaje replicativo propio y que ocupan un nicho ecológico particular), género, subfamilia, familia (conjunto de géneros que aparentemente poseen un origen evolutivo común) y orden. El ICTV se encarga de clasificar los virus existentes, así como de la correcta adscripción y nomenclatura de las nuevas especies virales descubiertas, por ejemplo los *virus emergentes* que periódicamente infectan o reinfectan a humanos tras un salto a nuestra especie desde su hospedador animal natural.

2. Algunos de los genomas virales más cortos pertenecen a especies del género *Circovirus*. Entre los más largos se encuentran los que poseen los *virus gigantes* recientemente caracterizados, como los *Mimivirus* o *Megavirus* (con hasta 1,2 millones de nucleótidos), o los *Pandoravirus*, descubiertos en 2013, cuyos genomas pueden llegar a duplicar la longitud de los anteriores (lo que equivale a más de la mitad del genoma de la bacteria *E. coli*).

3. Teniendo en cuenta que, como Eigen estableció, la longitud de cualquier genoma es inversamente proporcional al número de errores introducidos durante su replicación, el precio que pagan los virus RNA por mantener una tasa de error tan elevada es que sus genomas han de ser muy cortos, en torno a 10.000 nucleótidos como máximo. Este equilibrio informacional se rompe si la tasa de mutación o la longitud del genoma aumentan, produciendo la extinción del virus mediante un proceso conocido como de *catástrofe de error*.

4. Esta peculiaridad permitió al grupo de María Rosa Esteban asignar el nombre a la familia (derivado de *Naked RNA virus*) tras su caracterización en la década de 1980.

5. Dichas definiciones también dejarían fuera de la categoría de seres vivos a proteínas como los *priones*, que pueden adquirir distintas conformaciones o disposiciones tridimensionales y *contagiar* un plegamiento incorrecto a proteínas del mismo tipo inicialmente bien plegadas, en un proceso (sólo formalmente) análogo a una auto-replicación.

1. Los ácidos nucleicos y las proteínas realizan siempre sus funciones bioquímicas en un entorno compartimentado, sea éste una célula, el espacio intracelular de un tejido en un organismo pluricelular, o el tubo de ensayo de un biólogo molecular..

2. El uso del ATP en el metabolismo de todos los seres vivos es una de las primeras evidencias que apoyaron la antigüedad del RNA, como se indicó en el capítulo anterior.

3. Como excepción, no son transductoras de energía la membrana exterior de las bacterias Gram negativas, y el sistema de membranas interiores de las células eucarióticas (incluyendo las envolturas externas de las mitocondrias y de los cloroplastos, de las que volveremos a hablar en el capítulo 10).

4. El nombre se eligió por analogía al campo ya establecido de la *biología de sistemas*, que propugna una visión global de todas las interacciones que subyacen a los fenómenos biológicos.

5. Gracias a los avances tecnológicos recientes (en campos como la química combinatoria dinámica,

nanotecnología, micro- y nanofluídica, evolución *in vitro* y metodologías bioquímicas de alto rendimiento como la genómica y la proteómica), comienza a ser posible tanto el trabajo experimental con mezclas heterogéneas de moléculas como el análisis de los productos de reacción obtenidos en sistemas de elevada complejidad química.

1. La *fotosíntesis* es una estrategia metabólica que utiliza como fuente de energía la luz solar. En la biosfera actual realizan fotosíntesis algunos linajes de bacterias, así como los cloroplastos en las células de dos linajes de eucariotas: las algas y las plantas. Existen dos tipos de fotosíntesis, llamadas *anoxigénica* y *oxigénica*. En la primera, llevada a cabo por géneros pertenecientes a cinco phyla bacterianos, la molécula reducida que dona electrones al proceso puede ser H_2S , H_2 o Fe^{2+} . La fotosíntesis *oxigénica* es realizada por las cianobacterias, las algas y las plantas: utiliza como dador de electrones H_2O , una fuente inagotable, con la consiguiente producción de O_2 como subproducto metabólico. La maquinaria molecular requerida para realizar la fotosíntesis es muy compleja, e implica sistemas de transporte de electrones a través de membrana formados por proteínas y pigmentos fotosintéticos como la clorofila u otros (en la fotosíntesis *anoxigénica* se utiliza uno de estos *centros de reacción*, mientras que en la *oxigénica* se usan dos diferentes, acoplados entre sí), además de un ciclo de reacciones enzimáticas (conocido como *Ciclo de Calvin*) que ocurre en el interior de la célula u orgánulo fotosintético.

2. Las *fermentaciones* son procesos de oxidación incompleta de un compuesto orgánico reducido, como puede ser la glucosa, realizados en condiciones anaerobias por muchos microorganismos. Utilizan una ruta metabólica llamada *glucolisis*, que está presente en casi todos los seres vivos, y pueden generar distintos productos finales, como el etanol (la cerveza y el vino existen gracias a este tipo de metabolismo) o el ácido láctico. Por su parte, las *respiraciones* son rutas metabólicas mucho más complejas, en las que se obtiene energía por oxidación completa de compuestos orgánicos reducidos. El proceso se realiza en ciertos procariotas y en las mitocondrias de las células eucarióticas y requiere, posteriormente a la glucolisis, un ciclo de reacciones enzimáticas (llamado *Ciclo de Krebs*) y un *sistema de transporte de electrones* formado por varias proteínas asociadas a la membrana. El aceptor final de los electrones movilizados es una molécula oxidada y generalmente inorgánica. En las respiraciones *anaerobias* se utilizan como aceptores ciertos iones (entre ellos el NO_3^- , SO_4^{2-} o Fe^{3+}), o bien una molécula de CO_2 . Por su parte, las respiraciones *aerobias* emplean el O_2 como aceptor final de electrones, algo que (según veremos en el capítulo 10 de esta sección) resultó una innovación evolutiva fundamental en un momento crítico de la historia de la vida.

3. El procariota *de vida libre* (aunque parásito) con el genoma más corto conocido es la bacteria *Mycoplasma genitalium*, con 580.000 nucleótidos. En cuanto a las bacterias endosimbiontes, que son parásitos obligados *intracelulares* de algunos insectos, el genoma más corto caracterizado hasta la fecha es el de la especie *Nasua deltocephalinicola*, con sólo 112.000 nucleótidos. En las bacterias endosimbiontes, la gran reducción genómica producida como resultado de su vida intracelular obliga a que buena parte de las necesidades metabólicas de la bacteria deban ser cubiertas por el insecto hospedador, como entre otros han estudiado Andrés Moya y Juli Peretó. Por comparación con estos genomas tan reducidos, podemos recordar que una bacteria típica como *E. coli* posee un genoma de 4,6 millones de nucleótidos.

1. Debido a ello, como ha destacado Susanna Manrubia, realmente carecemos de una *intuición* sobre la evolución y los procesos que intervienen en ella, al igual que ocurre en otro ámbito científico muy diferente pero también ajeno a la información proporcionada por nuestros sentidos: el de la mecánica cuántica.

2. Hasta la época de Hutton y Lyell aún se aceptaba la estimación sobre la edad de la Tierra realizada en 1656 por el arzobispo irlandés James Ussher, tras analizar detenidamente las genealogías bíblicas. De esta forma había calculado que la creación del Mundo se produjo el sábado 22 de octubre del año 4004 a.C., a las siete de la tarde. Este dato sugiere, cuando menos, una reflexión sobre dos conceptos diferentes que todos hemos aprendido en clase de matemáticas: la precisión y la exactitud.

3. La edad real de la Tierra se calculó en 1953 (un año cuya cosecha fue realmente excepcional en el ámbito científico, como hemos ido viendo), gracias a los experimentos de Clair C. Patterson. Para ello utilizó técnicas de *datación radiométrica*, que permiten correlacionar la proporción entre isótopos de un elemento radiactivo con el tiempo transcurrido desde su origen. Dada la imposibilidad de disponer de rocas de la época en que la Tierra se formó, Patterson analizó varios meteoritos suponiendo (con buen criterio) que se habrían originado aproximadamente a la vez que nuestro planeta y el resto del Sistema Solar. De esta forma, estimó la edad de la Tierra en 4.550 Ma, un valor muy similar al actualmente aceptado de 4.570 Ma.

4. Fuera del ámbito de las ciencias naturales, una obra muy influyente en el pensamiento de Darwin fue el *Ensayo sobre el principio de población*, escrito en 1798 por el economista Thomas R. Malthus. Este tratado de demografía, en el que se plantea cómo la población humana crece mucho más rápidamente que los recursos disponibles, le sirvió a Darwin para introducir un ingrediente clave en su modelo, puesto que sin un exceso de crecimiento en una población (lo que conlleva la competencia entre individuos por los recursos) no hay selección eficiente.

5. En el caso de Darwin, también reflexionó sobre selección sexual y selección artificial (por ejemplo, en su obra *La variación de animales y plantas domesticados*), considerándolas casos particulares de su teoría general.

6. Los *antibióticos* son una amplia variedad de moléculas producidas de forma natural por ciertos seres vivos para impedir o dificultar el crecimiento de otros en su entorno. Desde los trabajos pioneros de Alexander Fleming a finales de la década de 1920, diversos antibióticos naturales y muchos otros artificiales (obtenidos por síntesis química) se usan en medicina, veterinaria y horticultura para tratar infecciones producidas por bacterias. Correctamente utilizados, los antibióticos constituyen, junto con los *antivirales* y los *antifúngicos*, compuestos enormemente útiles en clínica, cuyo uso ha salvado millones de vidas humanas. Sin embargo, nuestra especie es

compleja y algunos de sus miembros prefieren utilizar supuestos remedios alternativos que, como la homeopatía, suponen un evidente fraude económico y además carecen de cualquier base científica: el agua *no* tiene memoria, y, en ausencia de un principio activo, por muchas cucharadas de agua con un poco de azúcar y colorante que tomemos no se curará ninguna infección o cualquier otra enfermedad que padezcamos. En este sentido, también se debe mencionar que la irracionalidad de algunos humanos está llevándoles a despreciar la indiscutible capacidad de las *vacunas* para prevenir diferentes enfermedades infecciosas (pues han sido aplicadas con éxito desde su descubrimiento por Edward Jenner a finales del siglo XVIII), dando lugar a *movimientos anti-vacunas* que no sólo ponen en grave riesgo la salud de sus hijos, sino la del conjunto de la población.

7. El material biológico más antiguo que se ha preservado en fósiles es una biomolécula de pequeño tamaño: el pigmento denominado *eumelanina*. Esta molécula, la misma variante de la melanina que produce el color oscuro en la piel humana, se ha encontrado recientemente en piel fosilizada de tres dinosaurios marinos, entre ellos un *Mosasaurus* de hace 86 Ma y un representante del orden de los *Ichthyosauria* que vivió hace entre 190 y 196 Ma. Estos datos se suman al descubrimiento previo de melanosomas (los orgánulos que contienen melanina en las células llamadas melanocitos) en plumas fósiles de algunos dinosaurios con 100 Ma de antigüedad.

8. Como suele comentar Richard Dawkins, aunque no tuviéramos ningún fósil en nuestros museos la información que atesoran los genomas actuales sería una prueba concluyente sobre la existencia de la evolución. Otra forma de poner en evidencia el desconocimiento de la realidad biológica mostrado por los negacionistas de la evolución (que aún los hay, sorprendentemente) se sintetiza bien en una frase del virólogo Francisco Rodríguez-Frías: «Debemos interrogar a la naturaleza, no cuestionarla».

9. Utilizando dicha secuencia se ha logrado producir partículas virales funcionales que, a pesar del tiempo transcurrido desde que ese virus interactuó con los homínidos, son capaces de infectar células humanas actuales en cultivo. Un interés adicional de este retrovirus ancestral, al que se ha denominado *Fénix*, es que resulta el antepasado común de una gran familia de elementos móviles de DNA, de gran relevancia en la evolución de nuestro linaje.

1. Se considera que sólo un 1% de los microorganismos son *cultivables* (es decir, se pueden desarrollar en placas de cultivo o matraces) en condiciones de laboratorio. Por ello, conocemos la inmensa mayoría de la biodiversidad microbiana únicamente gracias a que ha sido posible aislar y secuenciar sus genes, a partir de muestras obtenidas en distintos tipos de ambientes (una metodología joven denominada *metagenómica*). De hecho, en la mayor parte de los casos ni siquiera se han podido observar al microscopio las células que contienen tales genes. Por tanto, en este campo son esperables sorpresas de todo tipo. Un ejemplo de ello ha surgido en el momento de enviar estas páginas a imprenta: el grupo de Jill F. Banfield acaba de publicar en *Nature* los resultados de un interesante estudio en el que proponen la existencia de más de 35 nuevos phyla de bacterias no cultivables, aisladas de acuíferos en el entorno del río Colorado (Estados Unidos). Sus representantes poseen un tamaño celular entre tres y cinco veces menor que las bacterias típicas, y contienen genomas tan reducidos que no codifican todas las proteínas que el microorganismo necesita, por lo que deben vivir en simbiosis obligada con otras bacterias. Hemos de estar muy atentos al recorrido de tal descubrimiento, y a otros que sin duda se seguirán produciendo en este campo.

2. La máxima producción de estas formaciones tuvo lugar hace aproximadamente 2.500 Ma, edad que marca el límite entre los eones Arcaico y Proterozoico al representar la transición de un océano y una atmósfera predominantemente anóxicos a otros ricos en oxígeno.

3. Hace aproximadamente 1.000 Ma se formó una capa de ozono (O₃) en la atmósfera terrestre, actuando desde entonces como un eficiente filtro que protege a la biosfera del 98% de la radiación ultravioleta procedente del Sol.

4. Merece la pena comentar un error de lenguaje muy habitual, que puede resultar curioso a algunos lectores. Los animales y otros seres vivos somos aerobios y tenemos un metabolismo respiratorio (según la clasificación mostrada en el capítulo 7, somos *quimio-organo-heterótrofos*). Pues bien, lo que en realidad *respiramos* son compuestos orgánicos, como aminoácidos (por ejemplo, entre los humanos, los que nuestras enzimas liberan al procesar las proteínas de un chuletón de buey a la piedra) o moléculas de glucosa (en este mismo ejemplo, las obtenidas enzimáticamente del almidón presente en las patatas fritas que tenemos como guarnición). El papel del O₂ es únicamente funcionar como el aceptor final de los electrones que ha ido cediendo dicho compuesto reducido al oxidarse durante la respiración (lo que ocurre, en nuestro caso, en las mitocondrias presentes en las células de diferentes tejidos y órganos). Es decir, en realidad respiramos glucosa o aminoácidos, no oxígeno. Y lo hacemos con gran parte de nuestro cuerpo, no sólo con los pulmones. Por tanto, donde *se respira mejor* no es disfrutando del aire limpio del campo, sino en un buen restaurante.

5. Además de su interés académico, muchos microorganismos extremófilos o algunos de sus componentes moleculares son utilizados en gran número de procesos biotecnológicos e industriales. Esto muestra una vez más lo solapadas que se encuentran las incorrectamente denominadas *ciencia básica* y *ciencia aplicada*.

1. Por tanto, los numerosos protistas parásitos que carecen de mitocondrias (y son anaerobios, a diferencia de todos los demás eucariotas) no surgieron con anterioridad, sino que en sus linajes este orgánulo degeneró a otros (principalmente los hidrogenosomas y mitosomas) cuya función no es realizar la respiración aerobia. En este campo de investigación, recientemente el grupo de Marek Eliáš ha propuesto que LECA podría ser un protista con mitocondrias y dos flagelos, quizá similar a los organismos del género actual *Malawimonas*.

2. La simbiosis es un tipo de interacción biológica mutualista, en la que dos organismos de distintas especies se benefician mutuamente y establecen relaciones persistentes. Entre los múltiples ejemplos de simbiosis en la naturaleza puede destacarse el caso de los líquenes (producto de la simbiosis entre un hongo y un alga o una

cianobacteria) y los corales (colonias de pólipos, animales pertenecientes al phylum de los cnidarios que establecen relaciones simbióticas con algas fotosintéticas unicelulares).

3. Sin embargo, no se han encontrado pruebas concluyentes que apoyen un origen endosimbiótico para otros orgánulos eucarióticos propuestos por Margulis, como los hidrogenosomas, el citoesqueleto o el flagelo.

4. Las estimaciones más recientes indican que la biodiversidad actual podría estar formada por hasta 580 millones de especies (la mayor parte de ellas, aún no caracterizadas), de las que el 6% serían animales, el 9% plantas y hongos pluricelulares, y el 85% restante microorganismos (los eucariotas unicelulares, y todas las especies de bacterias y arqueas). Entre las especies de animales, se considera que cerca de un 90% son insectos: se han descrito en torno a un millón de especies (frente a sólo unas 5.500 de mamíferos, por poner un ejemplo familiar) y se estima que existirían entre 6 y 30 millones de especies más de insectos, todavía sin caracterizar.

5. La formación de Doushantuo, en China, con una antigüedad de entre 635 y 550 Ma, contiene una enorme cantidad y variedad de embriones fosilizados de los animales de esa época.

6. Ésas serían las últimas glaciaciones del eón Proterozoico, tras otras más intensas que se dieron en los períodos de 720-660 Ma y 650-635 Ma. El final de la glaciación Marinoense produjo una importante elevación de los océanos, entrando en contacto con los materiales orgánicos presentes en las morrenas continentales. Debido a ello se incrementó notablemente la cantidad de algas fotosintéticas en las aguas, que produjeron un pico en la concentración de oxígeno atmosférico. Se producían así las condiciones para precipitar de forma biogénica el *colágeno*, proteína imprescindible para la biomineralización y la construcción de esqueletos a partir de sustancias en disolución (carbonatos, fosfatos o sílice). Los ingredientes para la Explosión cámbrica estaban servidos.

7. La Explosión cámbrica puede ser un buen ejemplo (como también lo son los casos de *radiación* rápida de linajes comentados anteriormente) de lo que predice la teoría del *equilibrio puntuado*, propuesta por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould en 1972. Según ella, la evolución procede no de forma gradual o lineal sino *a saltos*, combinando largas etapas de *estasis* o equilibrio con interrupciones abruptas (considerando lo que esto significa en tiempos geológicos) del mismo que dan lugar a eventos de especiación o explosiones de diversidad extraordinarias. Por tanto, los partidarios de esta teoría se oponen al gradualismo que caracteriza a la tradición iniciada con el neodarwinismo.

8. A lo largo de la historia de la vida, todas las especies han ido apareciendo y desapareciendo de manera natural, a veces iniciando líneas evolutivas como descendencia y en otros casos sin dejar rastro de su paso por nuestro planeta. La tasa de desaparición de especies ha variado a lo largo del tiempo, y en ocasiones se han producido *extinciones masivas de especies* debidas a distintas causas geofísicas o geoquímicas. Las extinciones debieron de ser muy numerosas antes de la aparición de la pluricelularidad, y sin duda la acumulación de oxígeno en la atmósfera (comentada en el capítulo anterior) provocó una de enormes proporciones. Pero no nos ha quedado ninguna evidencia directa de tales variaciones producidas en la biodiversidad microbiana. Por el contrario, desde el origen de animales y plantas, y más en concreto a partir de la Explosión cámbrica, la evidencia fósil ha permitido identificar varios casos de extinciones masivas de organismos pluricelulares, cada una de ellas producida durante períodos estimados de entre 1 y 10 Ma. Las más importantes, por el porcentaje de especies desaparecidas y sus consecuencias ecológicas, corresponden al final de los períodos Ordovícico (hace unos 444 Ma), Devónico (hace 360 Ma), Pérmico (hace 250 Ma), Triásico (hace 210 Ma) y Cretácico (hace 65 Ma).

9. Merece la pena destacar que, a pesar de su morfología y falta de movilidad, tanto su metabolismo no fotosintético como las secuencias de sus genomas demuestran algo que deberían tener en cuenta los miembros de nuestra especie que opten por una dieta vegetariana: los hongos se parecen mucho más a los animales (y, como hemos visto, surgieron de un ancestro común a ambos) que a las plantas.

10. En 1915, Alfred Wegener propuso la *teoría de la deriva continental*, según la cual los continentes de nuestro planeta se hallan en continuo movimiento desde su origen. Se basó en distintas evidencias, entre ellas cómo encajan las costas de algunos continentes (en especial Sudamérica y África) y la existencia en ocasiones de fósiles de un mismo animal o planta en regiones muy distantes en el mapa actual del mundo. En 1960, la *tectónica de placas* pudo explicar las razones geofísicas que subyacen a ese movimiento. Con ello, hoy sabemos que hace unos 300 Ma todos los continentes que habían migrado hasta entonces estaban unidos, formando un súpercontinente llamado *Pangea*. Hace unos 230 Ma comenzó la separación de las grandes placas de la corteza terrestre que formaban Pangea, con lo que se fue disgregando durante el Mesozoico hasta formar los continentes tal cual los conocemos, en un movimiento que (como ponen en evidencia los terremotos) continúa en la actualidad.

1. Período geológico que se extiende entre 23 y 5,3 Ma. Este período se caracteriza por una serie de movimientos orogénicos, numerosos procesos de especiación tanto en plantas como en animales y por una gran diversidad climática.

2. Nuestra especie, *Homo sapiens*, forma parte del orden *Primates*, superfamilia *Hominoidea*, familia *Hominidae*, tribu *Hominini* y género *Homo*. En la familia *Hominidae* se incluye también la tribu *Gorillini*, mientras que en la tribu *Hominini* se clasifican los chimpancés (género *Pan*) y todos sus ancestros, así como los humanos actuales y todos sus antepasados. Para simplificar, en esta obra hablaremos con frecuencia de los homínidos, para referirnos en exclusiva a los miembros del linaje humano.

3. Desde el punto de vista de la teoría de la evolución, una hipótesis es más parsimoniosa que otra cuando su planteamiento requiere menos pasos evolutivos.

4. Orificio mayor localizado en la parte posteroinferior del cráneo humano, donde se establece la conexión entre el encéfalo y la médula espinal. En los simios antropoideos el foramen magno (o agujero magno) se sitúa en una posición posterior, como corresponde a un animal cuadrúpedo, y su forma es casi perfectamente circular. En

nuestra especie, el agujero magno tiene una forma ovalada, con el eje mayor en sentido longitudinal.

5. Las plantas C3 y C4 difieren en los productos resultantes de su metabolismo fotosintético. Las plantas C4 son competitivas en climas secos, baja humedad y alta intensidad lumínica (por ejemplo, algarrobos, pinos, eucaliptus....), mientras que las plantas C3 (la gran mayoría) requieren gran cantidad de agua, luminosidad y temperaturas templadas (maíz, avena, plantas tropicales, etc.).

6. Los fitolitos son sustancias mineralizadas producidas por la actividad de las plantas. Su conservación en los sedimentos de los yacimientos de fósiles ayuda a conocer el tipo de plantas que cubrían el paisaje.

1. Un holotipo es un ejemplar que se toma como representante de la especie y como referencia para posibles comparaciones con otros fósiles.

2. Algunos investigadores utilizan el nombre genérico de *Praeanthropus*, para reunir a especies anteriores al género *Homo*. Aunque este nombre no ha tenido mucha aceptación, conviene conocer su existencia para evitar confusiones.

1. En la actualidad, la inclinación de la oblicuidad del eje de la Tierra es de 23,4 grados y tiene tendencia a descender.

2. En la actualidad, la excentricidad de la Tierra es de 0,017. Este dato condiciona que la menor distancia al Sol (perihelio) es de 147 millones de kilómetros, mientras que la mayor distancia (afelio) es de 152 millones de kilómetros.

1. Se entiende por «clado» el conjunto único de especies emparentadas, que comparten un ancestro común, mientras que «cladogénesis» se refiere al proceso de formación de un clado dentro de otro clado de mayor jerarquía. La cladogénesis origina una mayor variabilidad dentro de ese grupo de organismos. Las especies resultantes de cada nueva cladogénesis comparten un antecesor común, que no lo es de ninguna otra especie del clado mayor.

2. No podemos olvidar que muchos colegas consideran que las poblaciones del Pleistoceno Inferior de África tienen que ser incluidas en la especie *Homo ergaster*. No es el caso de Phillip Rightmire, que prefiere utilizar el nombre de *Homo erectus* para todos los homínidos africanos y asiáticos de este período.

3. El DNA mitocondrial (mtDNA) es un material genético circular que se localiza en el interior de las mitocondrias celulares, presentes en la gran mayoría de los eucariotas, como se ha comentado en la segunda sección del libro. En nuestra especie este genoma, de aproximadamente 16.500 pares de bases, codifica una pequeña fracción de las proteínas mitocondriales, mientras que las demás son codificadas por el DNA nuclear. Cada mitocondria humana puede contener entre 1 y 10 de estas moléculas, y el número de mitocondrias por célula depende del tipo celular (por ejemplo, en torno 1.000 en una célula muscular y más de 100.000 en el óvulo de una mujer). El mtDNA se transmite de forma no mendeliana por línea materna, ya que el citoplasma celular del cigoto proviene del óvulo. Su tasa de mutación es más alta (y por tanto su velocidad de evolución más rápida) que la del genoma nuclear.

4. En 1926 el científico Davison Black nombró los restos de Zhoukoudian con la denominación de *Sinanthropus pekinensis*.

5. Proceso genético derivado del aislamiento prolongado de un grupo reducido de organismos. Este grupo sería algo así como un muestreo al azar de la población (y de sus genes) original por causas naturales.

1. Teoría pseudocientífica que postula un origen distinto para cada «raza» de la humanidad.

1. Cuando estamos en posición «de firmes», el centro de gravedad se localiza a la altura del vientre, justo en la parte superior del hueso íleon de la cadera. El centro de gravedad cambia de posición cuando caminamos, nos agachamos, etc.

Orígenes. El universo, la vida, los humanos

Carlos Briones, José M^a Bermúdez de Castro y Alberto Fernández Soto

No se permite la reproducción total o parcial de este libro, ni su incorporación a un sistema informático, ni su transmisión en cualquier forma o por cualquier medio, sea éste electrónico, mecánico, por fotocopia, por grabación u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito del editor. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual (Art. 270 y siguientes del Código Penal)

Diríjase a CEDRO (Centro Español de Derechos Reprográficos) si necesita reproducir algún fragmento de esta obra. Puede contactar con CEDRO a través de la web www.conlicencia.com o por teléfono en el 91 702 19 70 / 93 272 04 47

© Carlos Briones, José M^a Bermúdez de Castro y Alberto Fernández Soto, 2015

© del diseño de la portada, Departamento de Arte y Diseño. Área Editorial Grupo Planeta

© Editorial Planeta S. A., 2015

Av. Diagonal, 662-664, 08034 Barcelona (España)

Crítica es un sello editorial de Editorial Planeta, S. A.

www.ed-critica.es

www.planetadelibros.com

Primera edición en libro electrónico (epub): septiembre de 2015

ISBN: 978-84-9892-883-9 (epub)

Conversión a libro electrónico: Newcomlab, S. L. L.

www.newcomlab.com